Untersuchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen im Yellowstonegebiete und in anderen Gegenden Nordamerikas.

Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete

(V. Abhandlung)

von

J. Wiesner,
w. M. k. Akad.

(Mit 2 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 16. Februar 1905.)

Einleitung.

Meine seit Jahren betriebenen Studien über den Lichtgenuß der Pflanzen wurden bisher in den verschiedensten Zonen der Erde angestellt. Dank der Unterstützung, welche mir seitens der hohen Akademie der Wissenschaften zuteil geworden ist, konnten diese Untersuchungen bis etwa zum 79° n. B. und bis zum 6° s. B. ausgedehnt werden. Doch erhob sich in der Regel das untersuchte Vegetationsgebiet nicht sehr hoch über die Meeresfläche. Einige vereinzelte, in den österreichischen Alpenländern angestellte Beobachtungen, auf deren Ergebnisse ich später noch zurückkommen werde, betrafen allerdings die Höhenregionen der Vegetation. Aber ausgedehntere systematische Studien über die Änderung des Lichtgenusses der Pflanzen mit der Seehöhe habe ich bisher nicht angestellt, weil mir ein hiefür erforderliches Terrain nicht zugänglich gewesen ist.

In den Gebirgen Mitteleuropas erlischt die Baumvegetation und sodann die Vegetation überhaupt schon in so geringen

Seehöhen, daß die Beeinflussung der Vegetation durch die mit der Seehöhe sich ändernde Lichtintensität sich wegen der zu schmalen Beobachtungsbasis nicht mit der erforderlichen Sicherheit ableiten läßt. In den Gebirgen des wärmeren Europas, insbesondere in den Apenninen und Pyrenäen, wo die Baumvegetation bis auf 2000 *m* und darüber aufsteigt und die Strauch- und krautige Vegetation selbstverständlich noch höher hinaufreicht, könnten Lichtgenußstudien zweifellos mit größerem Erfolge durchgeführt werden. Allein es sind in den dortigen Hochgebirgen nicht jene ausgedehnten Plateaus zu finden oder doch nicht leicht zu erreichen, welche zur Bestimmung der Intensität des gesamten Himmelslichtes erforderlich sind. Und die dortigen Lokalverhältnisse bringen es mit sich, daß umfassende Beobachtungen nur auf einer förmlich organisierten Expedition, welche auf Kampieren fern von menschlichen Wohnungen eingerichtet sein müßte, ausgeführt werden könnten. Auch wären die dort erreichbaren Profile, etwa im Gebiete des Gran Sasso d'Italia (2921 *m* in der östlichen Hauptkette des Apennins) oder in der Maladettagruppe (Pyrenäen), zu kurz, um die Messungen auf ein genügend reiches Vegetationsgebiet ausdehnen zu können. So gab ich den Gedanken, den Lichtgenuß der Pflanzen in seiner Änderung nach Höhenregionen in Europa zu studieren, auf.[1]

[1] Nach meiner Rückkehr aus Amerika besprach ich das Thema meiner Lichtgenußbestimmungen, namentlich nach pflanzengeographischer Richtung, mit dem gerade in Wien anwesenden Direktor des botanischen Gartens in Belgrad, Herrn Professor Dr. L. Adamović, einem der besten Kenner der Vegetationsverhältnisse des Balkans. Er machte mich darauf aufmerksam, daß vielleicht das Rilagebirge (in Südbulgarien) ein passendes Terrain für Studien über den Zusammenhang von Lichtgenuß der Pflanzen und Seehöhe darbieten würde. Die größte Höhe des Rilagebirges beträgt 2923 *m*, steht also nur wenig zurück gegen den thessalischen Olymp (2980 *m*). Die subalpine Region mit einer viermonatlichen Vegetationsperiode liegt in dem genannten Gebiete zwischen 2000 bis 2300 *m*. Innerhalb derselben wird bis 2150 *m* die Baumgrenze erreicht. Größere Plateaus zur Bestimmung der Intensität des gesamten Tageslichtes sind nach Professor Adamović dort mehrfach leicht zu erreichen. In den Höhenregionen befinden sich mehrere vom Fürsten von Bulgarien, dem Eigentümer des Gebietes, errichtete Hütten, wo man nächtigen könnte. Proviant muß allerdings mitgenommen werden. Wie Professor Adamović mir mitteilt, muß der allein reisende Forscher für sich, seine Begleitmannschaft und für das

Schon vor längerer Zeit habe ich Umschau gehalten, wo solche Höhenregionstudien besser als in Europa durchzuführen sein würden. Bald blieb mein Auge auf dem Yellowstonegebiete haften. Mir schien aus bestimmten Gründen ein Profil, welches aus dem Missouritale zum Unterlauf und sodann zum Oberlauf des Yellowstone River aufsteigt, für meine Zwecke sehr passend zu sein, nicht nur weil ich hier ein Terrain vor mir hätte, welches kontinuierlich in ostwestlicher Erstreckung von einigen hundert Metern bis zu einer baumbedeckten Höhe von mehr als 3000 *m* sich erhebt, zahlreiche leicht zugängliche Plateaus umschließt, deren Vorhandensein aus schon früher angedeuteten Gründen für meine Lichtbestimmungen erforderlich ist, sondern auch weil in den Höhenregionen des Yellowstone National Park den Bedürfnissen wissenschaftlich Reisender durch mehr als genügende Hôtels in nicht geringer Zahl entsprochen wird. Fast in unmittelbarer Nähe dieser Hôtels lassen sich passende Beobachtungen anstellen und die Erreichung bedeutender Höhen ist von diesen Unterkunftsorten aus eine leichte Sache.

Dieser Plan schwebte mir seit längerer Zeit vor Augen, allein es erschien mir derselbe kaum ausführbar. In meinem vorgerückten Alter entschließt man sich schwer zu einem solchen fern von der Heimat auszuführenden Unternehmen und es müssen besondere günstige Umstände eintreten, um die Möglichkeit der Durchführung in einem besseren Lichte erscheinen zu lassen. Vor allem schien mir ohne Unterstützung seitens einer oder mehrerer wissenschaftlicher Hilfskräfte die Aufgabe zu groß, um erfolgreich bewältigt werden zu können. Da erging im August 1903 an mich die Einladung zur Teilnahme an dem im Jahre 1904 in St. Louis abzuhaltenden

Gepäck vier Pferde mitnehmen. So bequem wie im Yellowstonegebiete ist also das Reisen im Rilagebirge nicht. Auf Grund der Mitteilungen des Herrn Prof. Adamović scheint dieses Gebirge mit Rücksicht auf die Länge der zugänglichen Profile, auf die Höhe und auf die Vegetationsverhältnisse unter den europäischen Erhebungen ein Gebiet zu sein, welches für weitere Lichtgenußstudien besonders ins Auge zu fassen wäre. Doch erreicht es ebensowenig wie andere Gebirgsgegenden Europas die Vorzüge des Yellowstonegebietes, namentlich bei weitem nicht die großen Höhen, bis zu welchen dort die Baumvegetation ansteigt.

Congress of arts and science und dies lockte mich, dem alten Plane wieder näher zu treten. Es fügte sich nun gut, daß Herr Leopold Ritter v. Portheim, ein jüngerer, auch in der Methode der Lichtmessung wohlerfahrener Pflanzenphysiologe sich auf meine Einladung bereit erklärte, mich in das Yellowstonegebiet zu begleiten und an meinen Studien Anteil zu nehmen. Auch Herr Siegfried Strakosch, der, in meinem Laboratorium mit anatomischen und physiologischen Untersuchungen beschäftigt, gleichfalls in die Methode der Lichtmessung gut eingeführt ist, bot für einen Teil der Reise seine Mitwirkung an. Nachdem ich noch auf meine Bitte hin von Herrn Professor Dr. Aven Nelson, Direktor der »Wyoming Experiment Station« in Laramie (Wyoming), welcher bekanntlich in neuerer Zeit das in Rede stehende Vegetationsgebiet botanisch durchforscht hatte, ausreichende Aufklärungen über für mich wichtige Terrain- und Lokalverhältnisse des Yellowstone National Park erhalten hatte und er auch durch Übersendung eines umfassenden, aus prächtig konservierten Pflanzen bestehenden Herbars, das sich auf die von mir zu Studienzwecken in Aussicht genommenen Vegetationsgebiete bezog, meiner Pflanzenkenntnis zu Hilfe kam, nachdem endlich auch noch einige Vorstudien teils floristischer und pflanzengeographischer, teils lichtklimatischer Art beendet waren, hatte der Plan des durchzuführenden Unternehmens endlich eine bestimmte Gestalt angenommen.

Dieser Plan fand die Billigung der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften und diese gewährte mir aus der Treitlstiftung zur Durchführung meines Unternehmens eine ansehnliche Subvention, für welche ich hiemit meinen ergebensten Dank ausdrücke.

Am 5. August 1904 erfolgte meine Abreise von Wien nach New-York. Hier und bald darauf in der Nähe der Niagarafälle wurden die ersten — freilich nur gelegentlichen — Beobachtungen angestellt, auf die ich später noch zurückkomme. Nach eintägigem Aufenthalte bei den Niagarafällen ging die Reise über Chicago und St. Paul (Minnesota) dem Ziele entgegen. In der Umgebung dieser beiden Städte wurden

bereits eingehendere Lichtmessungen und Vegetationsbeobachtungen gemacht, welche mit den später im Yellowstonegebiete anzustellenden in Zusammenhang gebracht werden konnten. Auch über diese Beobachtungen wird weiter unten zu berichten sein.

Nun ging die Reise nach Bismarck (North Dakota, am Missouri gelegen), dem eigentlichen Ausgangspunkte des zu studierenden Profils. Weitere Punkte des Profils waren Billings, Livingstone und Gardiner (alle drei in Montana am Yellowstone River, der letztgenannte Ort am Einfluß des Gardiner in den Yellowstone River gelegen). Gardiner liegt schon knapp am Eingange in den National Park, woselbst die Hauptbeobachtungspunkte waren: Mammoth Hot Springs, Cañon, Lake, Thumb bay, Old Faithful und Fountain. Von Mammoth Hot Springs wurden zu vergleichenden Beobachtungen Mt. Evarts (2710 *m*) und Sepulcher Mountain (2895 *m*) vom Cañon Hotel aus Mt. Washburne (3150 *m*) bestiegen. Die Beobachtungen auf allen größeren Höhen wurden von Herrn v. Portheim ausgeführt

Das Profil, welchem unsere Beobachtungen folgten, ist durch folgende Höhen charakterisiert.

	Seehöhe
Bismarck	515 *m*
Billings................	950 »
Livingstone	1367 »
Cinnabar bis Gardiner....zirka	1600 »
Mammoth Hot Springs ...	1946 »
Cañon.................	2350 »
Lake..................	2360 »
Fountain...............	2210 »

Die Rückreise ging über Salt Lake City (1290 *m*) und Colorado Springs (1851 *m*), von wo aus zum Zwecke von Lichtmessungen und Vegetationsbeobachtungen Herr v. Portheim den Pike's Peak (4310 *m*) besuchte, um noch einzelne ergänzende Beobachtungen anzustellen, während ich in der Höhe von Colorado Springs einige Lichtgenußbestimmungen vornahm.

Die Beobachtungen wurden in der Zeit zwischen dem 16. August und 16. September ausgeführt, einiger vereinzelter, später angestellter Beobachtungen hier nicht zu gedenken.

Die hier angeführten Höhenangaben genügen für viele der mitgeteilten Beobachtungen. Wo besondere Höhenangaben erforderlich sind, werden dieselben den betreffenden Beobachtungen angefügt werden.

Die Resultate meiner bisher zum Zwecke des Studiums des Lichtgenusses unternommenen Untersuchungen wurden in je zwei Abhandlungen niedergelegt, indem ich die pflanzenphysiologischen Ergebnisse von den lichtklimatischen trennte. So wurden meine in Wien, Kairo und Buitenzorg ausgeführten Studien über Lichtgenuß in einer besonderen Abhandlung[1] veröffentlicht und die an den gleichen Orten gemachten lichtklimatischen Beobachtungen in einer besonderen Schrift publiziert.[2] In gleicher Weise ging ich bei Veröffentlichung meiner Lichtstudien im arktischen Gebiete vor.[3]

Dieser Darstellungsart werde ich auch diesmal folgen. Allein für die Zwecke der vorliegenden Abhandlung ist es erforderlich, die Hauptresultate meiner lichtklimatischen Studien schon hier vorzubringen, weil sonst die auf den Lichtgenuß der Pflanzen Bezug nehmenden Beobachtungen eine Erklärung und einen rationellen Zusammenhang nicht zulassen würden.

Es sind folgende zwei Resultate meiner im Yellowstonegebiete gewonnenen lichtklimatischen Studien, welche ich hier vorzuführen für notwendig halte.

1. Unter sonst gleichen Verhältnissen der Himmelsbedeckung nimmt bei gleicher Sonnenhöhe die Intensität des Lichtes mit der Seehöhe zu.

[1] Photom. Unters., II. Diese Sitzungsber., Bd. 104 (1895).

[2] Beiträge zur Kenntnis des photochemischen Klimas von Wien, Kairo und Buitenzorg. Denkschriften der kais. Akad. der Wiss., Bd. 64 (1896).

[3] Photom. Unters., III. Diese Sitzungsber., Bd. 109 (1900), und Beiträge zur Kenntnis des photochemischen Klimas im arktischen Gebiete. Denkschriften, Bd. 67 (1898)

2. Unter sonst gleichen Verhältnissen der Himmelsbedeckung nimmt bei gleicher Sonnenhöhe die Intensität der direkten (parallelen) Strahlung im Vergleiche zur diffusen mit der Seehöhe zu.

Der erste Satz ist eigentlich selbstverständlich. Aber es liegen speziell bezüglich der chemisch wirksamen Strahlen bisher nur so spärliche Beobachtungen vor, daß es gewiß zweckmäßig erscheinen muß, durch möglichst genaue und zahlreiche Beobachtungen die mit der Seehöhe erfolgende Steigerung der (chemischen) Lichtintensität zahlenmäßig festzusetzen.

Was den zweiten Punkt anbelangt, so ist auch dieser, aus allgemeinen Gesichtspunkten betrachtet, selbstverständlich. Denn je dünner die Atmosphäre wird, desto geringer wird die Lichtzerstreuung ausfallen und wo die Atmosphäre ihr Ende hat, wird auch die Umwandlung des direkten Sonnenlichtes in diffuses Tageslicht aufhören. Aber in dieser Richtung liegen bisher, so viel ich weiß, noch gar keine Beobachtungen vor. Über die Bestimmung des Verhältnisses der direkten (chemischen) zur diffusen Strahlung habe ich früher schon zahlreiche Beobachtungen in geringen Seehöhen angestellt. Ich wählte hiezu anfänglich das von Bunsen aufgestellte Prinzip. Es ist mir aber gelungen, auch diese Methode zu vereinfachen und zu zahlreichen, aber nur auf geringe Seehöhen Bezug nehmenden Beobachtungen zu verwerten. Nach der von mir angegebenen Methode sind sehr zahlreiche auf mehrere Jahre ausgedehnte Beobachtungen in Kremsmünster (Oberösterreich) von Herrn Professor P. Franz Schwab, Direktor der dortigen Stiftssternwarte, angestellt worden, die sich aber auch nur auf eine verhältnismäßig geringe Seehöhe beziehen.[1] Die Sternwarte zu Kremsmünster, in deren Nähe die lichtklimatischen Beobachtungen angestellt wurden, steht auf einer Seehöhe von 384 *m*.

Bei dieser Gelegenheit scheint mir folgende zum Verständnis später angeführter Daten erforderliche Einschaltung

[1] Prof. Franz Schwab, Das photochemische Klima von Kremsmünster. Denkschriften der Wiener Akad. der Wiss., Bd. 74 (1904).

am richtigen Platze zu sein. Der letztverflossene Sommer (1904) umschloß eine Periode großer Hitze, welche in einem beträchtlichen Teile Europas sich sehr fühlbar machte. Die Annahme schien nicht unberechtigt, daß auch die chemische Intensität des Tageslichtes in dieser Periode eine Steigerung erfahren habe. Meine in Wien im Juli 1904 angestellten Lichtmessungen haben aber ergeben, daß sich die Maxima der chemischen Intensität nicht über die in früheren Jahren ermittelten, den gleichen Zeiten entsprechenden Werte erhoben hatten. Der Sicherheit halber wendete ich mich an Herrn Direktor Schwab mit der Bitte, in Kremsmünster Messungen der chemischen Lichtintensität in der auch dort fühlbar gewordenen Hitzeperiode anzustellen. Herr Direktor Schwab teilte mir brieflich mit, daß er seine Lichtmessungen überhaupt nicht unterbrochen habe und mich versichern könne, daß die dort in der Hitzeperiode beobachteten Werte der chemischen Lichtintensität, mit den in den vorhergehenden fünf Jahren gemachten korrespondierenden Zahlen verglichen, keine außergewöhnliche Steigerung der chemischen Tageslichtstärke erkennen lassen. Es können also die in Amerika gemachten Lichtbeobachtungen ohneweiters mit den früher in Europa (von mir und anderen), ferner mit meinen in Ägypten und auf Java ermittelten Werten verglichen werden.

Und ein anderes muß hier noch beigefügt werden, was für die nachfolgende Darstellung doch auch einigermaßen ins Gewicht fällt. Man hat die große Hitze des vorjährigen Sommers von mancher Seite als ein die ganze Erde beherrschendes Phänomen betrachtet und mit der elfjährigen Sonnenfleckenperiode in Zusammenhang gebracht. In Amerika hörte ich aber in allen von mir besuchten Staaten, daß der Sommer (1904) durch relative Kühle charakterisiert sei, was die mir später bekannt gewordenen meteorologischen Daten bestätigt haben.[1] Es ist daraus zu entnehmen, daß die europäische Hitzeperiode des letzten Sommers (1904) kein kosmisches, die ganze Erde

---

[1] Nach Washington Weather Bureau, Monthly Weather Review 1905 Juni—August, waren die Monatsmittel in jenen Staaten, in welchen ich meine Beobachtungen ausführte, durchwegs unter dem Mittel, wie folgende Zusam-

betreffendes Phänomen, sondern auf bestimmte Gebiete Europas beschränkt war. Rücksichtlich der weiter unten anzuführenden Beobachtungen über »Hitzelaubfall« ist diese Einsicht von Wert; es erklärt sich, weshalb ich in Amerika nicht jene grellen Formen von Hitzelaubfall wie in Mitteleuropa beobachtet habe.

Die Hauptaufgabe, welche ich mir auf meiner amerikanischen Studienreise stellte, bestand, wie schon erwähnt, darin, die Vegetation in ihrer Abhängigkeit von den durch die Seehöhe gegebenen Beleuchtungsverhältnissen zu verfolgen. Es geschah dies planmäßig in dem schon skizzierten Profil, welches von Bismarck bis zum nordwestlichen Ausgang des Yellowstone National Parks reichte. In Luftlinie gemessen hatte dieses Profil eine Länge von beiläufig 900 *km*. Der Höhenunterschied zwischen Bismarck und den höchstgelegenen Beobachtungsorten des Yellowstonegebietes betrug etwa 2500 *m*. Die Breitenunterschiede betrugen im äußersten Falle etwas über 2°. Die wichtigste Linie innerhalb des Profils, der Anteil nämlich, in welchem die überwiegende Mehrzahl der Beobachtungen angestellt wurde, von Billings bis ans westliche Ende des Profils, hatte, in Luftlinie gemessen, eine Länge von zirka 250 *km* und der Breitenunterschied betrug selbst im äußersten Falle weniger als 1°.

Wie schon bemerkt, wurden einzelne vorläufige Beobachtungen auch auf der Reise nach Bismarck gemacht. Die betreffenden Beobachtungsorte lagen tief unter dem Niveau

menstellung lehrt. Die Beobachtungen (Abweichung vom Mittel) sind in Fahrenheit ausgedrückt.

	Juni	Juli	August
Missouri	— 3·3	— 3·3	— 2·2
Minnesota	— 1·9	— 3·6	— 2·5
Colorado	— 3·9	— 2·4	— 1·5
North Dakota	— 1·7	— 3·6	— 2·0
Montana	— 0·8	— 1·1	— 0·2
Wyoming	— 2·6	— 2·9	— 0·9
Utah	— 2 9	— 2·6	— 0·6

des letztgenannten Ortes. Einzelne auf der Rückreise gemachte Aufzeichnungen beziehen sich aber auch auf Orte, die den höchsten Punkt unseres Profils noch überragten.

Über die Änderung des Lichtgenusses mit der Seehöhe habe ich schon früher Beobachtungen angestellt, die aber, wie ich besonders hervorgehoben habe, nur bezüglich des mitteleuropäischen Alpengebietes eine Verallgemeinerung zulassen.[1] Ich bin zu dem Resultate gekommen, daß sowohl im arktischen als im alpinen Gebiete die Wirkung der direkten Besonnung auf die Pflanze eine größere ist als in mittleren Breiten bei geringer Seehöhe, daß diese Beeinflussung aber bei der alpinen Pflanze in weit höherem Maße zutrifft als bei der hocharktischen, und schon damals habe ich dies vermutungsweise auf die größere Intensität der parallelen Strahlung im alpinen Gebiete zurückgeführt.[2]

Auf Grund der im arktischen und im alpinen Gebiete (Mitteleuropas) angestellten Beobachtungen sprach ich den Satz aus, daß der Lichtgenuß einer und derselben Pflanze desto größer ist, je kälter die Medien sind, in welchen die betreffende Pflanze ihre Organe ausbreiten; ferner, daß mit der Zunahme der geographischen Breite der (relative und absolute) Lichtgenuß wächst, desgleichen mit der Steigerung der Seehöhe.[3]

Daß der Lichtgenuß einer und derselben Pflanze mit der Erhebung über der Meeresfläche zunimmt, ist von mir, wie gesagt, nur mit Rücksicht auf unser Alpengebiet, wo schon in verhältnismäßig geringen Höhen die Vegetation erlischt, ausgesprochen worden. Wie sich die Sache in Gebieten verhält, z. B. in dem von mir besuchten, wo selbst die Baumvegetation über 3000 *m* hinaufreicht und wo die Gewächse ganz anderen Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt sind als

---

[1] Photom. Unters., III., p. 377, 409.

[2] L. c. p. 411.

[3] Photom. Unters., II., p. 709, und III., p. 437.

unsere mitteleuropäischen Pflanzen, ist bisher ununtersucht geblieben und bildet die vornehmste Frage, welche ich mir zur Beantwortung vorgelegt habe.

Über den Lichtgenuß der nordamerikanischen Pflanzen sind bisher keine Untersuchungen angestellt worden. Ich stand also einem großen Beobachtungsmateriale gegenüber. Selbstverständlich mußte ich mir betreffs Auswahl der in Bezug auf den Lichtgenuß zu prüfenden Gewächse eine große Beschränkung auferlegen. Ich wählte vor allem solche Pflanzen zur näheren Beobachtung aus, welche sich durch besondere Häufigkeit auszeichneten. Ferner traf ich eine weitere Auswahl, indem ich solche Gewächse in den Kreis der Beobachtung einbezog, welche sich aus geringen Seehöhen hoch erheben. Natürlich schenkte ich auch jenen Pflanzen, welche unter sichtlich charakteristischen Beleuchtungsverhältnissen leben, besondere Aufmerksamkeit.

Noch habe ich hier eine Bemerkung über die Verläßlichkeit der Bestimmung jener Pflanzenarten, welche ich auf ihren Lichtgenuß prüfte, vorzubringen. Die Flora der von mir studierten Vegetationsgebiete ist von unserer mir einigermaßen doch geläufigen Flora sehr verschieden. Ich habe mich in erstere schon vor meiner Reise so weit eingearbeitet, daß sie mir nicht fremd erscheinen konnte. Ein sehr wichtiger Behelf war mir hiefür das schon oben erwähnte Herbarium, welches ich dem freundlichen Entgegenkommen des Herrn Professors Aven Nelson in Laramie verdanke. Um aber den Bestimmungen der untersuchten Pflanzenarten die möglichst größte Sicherheit zu geben, habe ich diese Gewächse gesammelt, in gut präpariertem Zustand mitgenommen und von den berufensten Kennern revidieren lassen. Die Kontrolle wurde von den Herren Professoren Trelease (St. Louis, V. St. v. A.) und v. Wettstein (Wien) vorgenommen. Ich danke hier den geehrten Kollegen für ihre Mühewaltung. Ich werde im nachfolgenden stets jene Autoritäten, auf welche ich mich in Bezug

auf die Artbestimmung stütze, besonders namhaft machen. Bezüglich mehrerer Pflanzen bestand für mich kein Zweifel in Betreff ihrer Zugehörigkeit zu einer bestimmten Spezies, bei diesen fällt natürlich die Berufung auf eine Autorität fort.

I. Beobachtungen über den Lichtgenuß krautartiger und staudenartiger Gewächse.

1. Hordeum jubatum L.

Diese höchst charakteristische, insbesondere wegen ihrer überaus zart begrannten Fruchtähren leicht erkennbare Grasart ist in Nordamerika sehr verbreitet,[1] kommt nach Ledebour auch in Asien (Sibirien) vor und wurde im verwilderten Zustande auch in Nord- und Süddeutschland und sonst auch noch in einigen Gegenden Mitteleuropas gefunden.[2]

Ich habe diese Pflanze von Chicago aus verfolgt. Ich beobachtete sie daselbst, später in St. Paul, hierauf in Livingstone und Mammoth Hot Springs, sodann am Wege nach dem Cañon (8168 a. F.), in der Umgebung von Colorado Springs. Auch auf der Rückreise habe ich in verschiedenen Orten des Staates Colorado, so in Monument (6874 a. F.) und Palmer Lake (7237 a. F.) dieses Gras gefunden.

In der Regel tritt dieses Gras auf trockenem Boden auf; nur um Mammoth Hot Springs sah ich die Pflanze auch auf feuchtem bis nassem Grunde. In diesen beiden Fällen erscheint der Habitus geändert, auf feuchtem Grunde, an Bachufern in hoch aufgeschossenen schönen Exemplaren mit verlängerter Ähre, auf nassem Boden kurz mit relativ sehr kleinen Ähren.

---

[1] Näheres über die Verbreitung in Nordamerika s. Mc. Millan, »The Metaspermae of Minnesota Valley«, I., Minneopolis 1892, p. 87. Britton and Brown, »Illustr. Flora of the Northern United States etc.«, I., New-York 1896, p. 229.

[2] Ascherson und Gräbner, »Synopsis der mitteleuropäischen Flora«, Bd. II, I. Abt. (1902), p. 740, wo es heißt: »Bei uns mitunter zu Makartsträußen angebaut, und aus diesen Kulturen verwildert, auch anderweitig eingeschleppt« (Hamburg, Berlin, Warschau etc.). Vielleicht ändert die Pflanze in der Kultur ab, aber was ich von dieser Pflanze in Nordamerika sah, scheint die Eignung zur Verfertigung haltbarer Sträuße auszuschließen. Es zerfallen nämlich die Ähren außerordentlich leicht.

Überall, auch dort, wo die Pflanze auf feuchtem oder nassem Grunde wächst, ist sie in der Regel völlig frei exponiert. Der Lichtgenuß erreicht also das mögliche Maximum ($L = 1$). An den verschiedenen Orten sind aber die Minima verschieden. Doch konnte ich diese Minima nur bezüglich jener Pflanzen genau ermitteln, welche auf trockenem Boden auftreten, also nur bei der gewöhnlichen Form, da ich nur diese Pflanzen bei verschiedener Beschattung beobachten konnte. Die auf feuchtem und nassem Boden auftretenden Pflanzen sah ich nur auf freien Standorten und kann also nicht angeben, welche Minima des Lichtgenusses diese Formen faktisch besitzen.

Zahlreiche von mir angeführte Messungen ergaben für diese Pflanze folgende Minima des relativen Lichtgenusses:

	Seehöhe	
Chicago	180 *m*	$\frac{1}{9}$
St. Paul	220 »	$\frac{1}{8}$
Bismarck	515 »	$\frac{1}{6}$
Billings	950 »	$\frac{1}{6}$
Livingstone	1346 »	$\frac{1}{5 \cdot 5}$
Mammoth Hot Springs	1946 »	$\frac{1}{5}$
Cañon	2491 »	$\frac{1}{5}$
Collorado Springs	1851 »	$\frac{1}{5}$
Palmer Lake	2205 »	$\frac{1}{5}$

Es wurde also von 180 bis zirka 2000 *m* Seehöhe eine schwache Steigerung des relativen Lichtgenusses wahrgenommen. Bei weiterer Erhebung des Bodens blieb dieses Minimum konstant.

Aus dieser Beobachtung geht hervor, daß das Minimum des relativen Lichtgenusses von *Hordeum jubatum* mit der Seehöhe steigt und von einer bestimmten Höhe an einen stationären Wert erlangt, d. h. die Pflanze nimmt von einer bestimmten Seehöhe einen konstanten Bruchteil des gesamten Tageslichtes für sich in Anspruch.

Dieses Konstantwerden des relativen Lichtgenußminimums habe ich vorher nicht zu beobachten Gelegenheit gefunden, weder bei alpinen (mitteleuropäischen) Pflanzen noch an der arktischen Vegetationsgrenze. Vielmehr beobachtete ich dort ein kontinuierliches Wachsen des Lichtgenußminimums, also sowohl mit der Zunahme der Seehöhe als mit der Zunahme der geographischen Breite.

Es ist nun die Frage, wie sich das Minimum des absoluten Lichtgenusses dieser Pflanze mit Zunahme der Seehöhe verhält. Es ist dabei zu beachten, daß mit der Zunahme der Seehöhe die Lichtintensität wächst. Es läßt sich deshalb aus den für den relativen Lichtgenuß ermittelten Verhältniszahlen (Minimum am Standort im Vergleich zur Intensität des gesamten Tageslichtes) bezüglich des absoluten Minimums nichts ableiten. Es ist vielmehr erforderlich, die für das Minimum beobachtete Lichtstärke, im Bunsen'schen Maße ausgedrückt, für verschiedene Seehöhen in Vergleich zu ziehen.

Nun entspricht der konstante Wert des relativen Lichtgenusses ($=\frac{1}{5}$) auf Mittagsintensitäten und auf gleiche Himmelsbedeckung bezogen in Bunsen'schem Maße ausgedrückt

in Livingstone . . . . 0·106
» Mammoth Hot Springs . . . . 0·110
» Cañon . . . . 0·116

(für Colorado Springs und Palmer Lake fehlen die erforderlichen Lichtmessungen), woraus sich ergibt, daß das Minimum des **absoluten** Lichtgenusses bei *Hordeum jubatum* bis hinauf zu den höchsten beobachteten Standorten fortwährend steigt.

2. Lepidium virginicum L.

Diese Kruzifere ist, abgesehen von der pacifischen Küste in den Vereinigten Staaten von Nordamerika, allgemein verbreitet.[1] Als Ruderalpflanze ist sie vielfach eingeschleppt, so in ganz Britisch-Nordamerika, in Zentralamerika und Südamerika,[2] und wurde als Schuttpflanze auch in England, Deutschland und Österreich beobachtet.[3]

Ich habe diese Pflanze zuerst in Chicago, dann in St. Paul beobachtet und konnte sie über Bismarck, Billings, Livingstone in den Yellowstone National Park bis auf eine Höhe von 2491 *m* (Cañon, Nähe des Hotels) verfolgen, wo sie, der Sonne völlig preisgegeben, einen eigentümlichen, weiter unten zu besprechenden Habitus annahm.

Die Regel ist ein maximaler Lichtgenuß $= 1$; aber sie kommt auch an teilweise beschatteten Orten, selbst am Waldrande vor. Letzteres beobachtete ich in Livingstone, wo sie und einige andere Ruderalpflanzen (z. B. *Iva xanthifolia* Hutt.; nach Bestimmung des Herrn Professors Trelease, *Aster* sp. etc.) am äußersten Waldrande mit typischen Waldbodengewächsen um Licht und Boden kämpft.

Das von mir in Chicago beobachtete Lichtgenußminimum dieser Pflanze betrug $\frac{1}{8}$, in St. Paul $\frac{1}{7 \cdot 5}$, in Bismarck $\frac{1}{7}$, in Billings $\frac{1}{6 \cdot 5}$, im Yellowstonepark von Mammoth Hot Springs bis hinauf zum Cañon $\frac{1}{6}$.

Am Waldrande bei Livingstone, wo diese gewöhnlich auf trockenem unbewaldeten Boden oder als Ruderalpflanze auftretende Pflanze unter anderen Lebensbedingungen als sonst erscheint, war ihr Lichtgenußminimum merkwürdigerweise höher als auf den genannten tieferen und höheren Stand-

---

1 Mc. Millan, l. c. II., p 257. Britton and Brown, l. c. II., p. 112.

2 Schon Linné war bekannt, daß die Pflanze in Jamaika vorkommt; v. Wettstein hat sie auf seiner brasilianischen Expedition (1901) bei Rio Janeiro und bei Santos gefunden.

3 Fritsch, in den Verhandlungen der k. k. zool. bot. Ges., Wien, 1888.

orten. Meine Aufzeichnungen ergaben als Minimum $\frac{1}{5 \cdot 2}$, doch wurden viel häufiger daselbst Werte gefunden, welche zwischen $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{4}$ variierten. Es sind also hier am Waldrande die höchsten Minima beobachtet worden, was, wie ich glaube, darin seinen Grund hat, daß diese Pflanze hier wohl die für sie erforderlichen Lebensbedingungen findet, aber in der Konkurrenz mit anderen dem Boden besser angepaßten Gewächsen nur bei einer relativ starken Tagesbeleuchtung bis zur Fruchtreife sich entwickeln kann.

Auf großer Seehöhe, im vollen Sonnenschein wachsend, nimmt *Lepidium virginicum* einen Habitus an, den ich in tiefen Lagen bei dieser Pflanze nirgends beobachtet habe. Die sonst aufgerichteten Stengel wachsen horizontal weiter, ähnlich so wie sich bei uns die Stengel anderer Gewächse (z. B. *Hordeum murinum* L.) auf freien sonnigen Standorten orientieren. Diese höchst auffallende Erscheinung ist bisher auf ihre Ursache nicht zurückgeführt worden, scheint aber stets als eine Folge sehr starker direkter Besonnung.

Meine in der Höhe des Cañon Hotels angestellten Beobachtungen wurden am 31. August ausgeführt. Ein paar Tage früher beobachtete ich die Pflanzen auf tiefen Standorten von Chicago an. Wie gesagt, ich habe an den betreffenden Orten diese eigentümliche Wuchsform nicht beobachtet. Ich meine, daß, wenn sie zur Zeit meiner Beobachtungen aufgetreten wäre, sie mir kaum entgangen wäre. Indes mag es sein, daß bei hohem Sonnenstande, also etwa von Mitte Juni bis Mitte Juli, diese eigentümliche Wuchsform sich auch in tiefen Lagen ausbildet.

Lepidium virginicum verhält sich rücksichtlich seines Lichtgenusses, abgesehen von dem Vorkommen am Waldrande, genau so wie *Hordeum jubatum*. Das Minimum des relativen Lichtgenusses nimmt mit der Seehöhe bis zu einer bestimmten Grenze zu und wird dann stationär. Der absolute Lichtgenuß nimmt aber mit der Seehöhe kontinuierlich zu.

3. Grindelia squarrosa Dunal.

Diese Komposite, von Pursh als *Donia squarrosa* beschrieben, ist in Nordamerika, namentlich im Westen, verbreitet. Südlich reicht sie bis Colorado, Texas und Mexiko, östlich bis Minnesota und Nebrasca.[1]

Ich fand diese Pflanze allenthalben von Bismarck an bis Mammoth Hot Springs. Diese Komposite ist sehr auffallend und mit einer anderen nicht zu verwechseln; schon durch den stark klebrigen, aus stark epinastischen Blättchen zusammengesetzten Hüllkelch unterscheidet sie sich von allen auf gleichem Standort vorkommenden Kopfblütlern, zudem tritt sie massenhaft auf, wächst an den Häusern, auf allen unbebauten, nicht zu schattigen Plätzen, so daß man sich nicht wundern darf, in ihr eine der Bevölkerung wohlbekannte Pflanze zu finden. In Billings sowohl als in Livingstone wurde auf mehrfaches Befragen diese Pflanze stets »Rose weed«[2] genannt. In floristischen Werken wird sie gewöhnlich »Broad leaved Gum-plant« genannt.

Ich habe den Lichtverhältnissen dieser Pflanze eine besondere Aufmerksamkeit gewidmet.

Sehr häufig tritt sie in völlig freier Exposition auf, also dem maximalen Lichtgenuß des Standortes ($L = 1$) ausgesetzt. Die Minima des Lichtgenusses fand ich in verschiedenen Höhenregionen verschieden. Die Bestimmung wurde mit größter Aufmerksamkeit durchgeführt und aus zahlreichen Beobachtungen das Minimum abgeleitet. In Bismarck ging die Pflanze in dem Schatten bis auf $\frac{1}{10 \cdot 0}$, in Billings bis auf $\frac{1}{8 \cdot 2}$, in Livingstone bis auf $\frac{1}{7 \cdot 7}$, in Mammoth Hot Springs $\frac{1}{7 \cdot 4}$. Es zeigt sich also im allgemeinen eine Zunahme des relativen Lichtgenußminimums mit der Zunahme der

[1] Nähere Angaben über das Vorkommen, Britton and Brown, l. c. III., p. 321.

[2] Britton and Brown (l. c.) führen die englischen Namen fast aller von ihnen beschriebenen und abgebildeten Pflanzen an. Der Name »Rose weed« ist in ihren Verzeichnissen nicht zu finden, wohl aber der Name »Rosin weed«, welchen Namen im Volksmunde andere Kompositen (*Silphium*-Arten) führen.

Seehöhe. Doch scheint es mir keine Zufälligkeit zu sein, daß in größeren Höhen die Zunahme eine geringere ist als auf tiefer gelegenen Standorten. Ein Konstantwerden des relativen Lichtgenusses konnte bei dieser Pflanze nicht festgestellt werden.

Die zuletzt angeführte Tatsache läßt sich zahlenmäßig noch besser veranschaulichen, wenn man die Differenzen der Minima von einem zum nächsten Standort berechnet.

Von Bismarck bis Billings beträgt diese Differenz 0·020
» Billings bis Livingstone ....0·010
» Livingstone bis Mammoth Hot Springs ...0·005

Aus diesen Differenzen ergibt sich auch, daß eine direkte Proportionalität zwischen der Zunahme der Seehöhe und dem Minimum des Lichtgenusses nicht zu bestehen scheint.

Mit mathematischer Genauigkeit wird sich die Änderung des minimalen Lichtgenusses wohl nicht ermitteln lassen, wenigstens nicht aus den von mir gemachten Beobachtungen. Wohl darf man aber nach den vorliegenden Beobachtungen annehmen, daß die Abnahme der Minimumwerte ihren Grund hat in der mit der Höhe zunehmenden Intensität des direkten Sonnenlichtes und mit der abnehmenden Intensität des diffusen Tageslichtes. Damit stimmen ja auch die früher an *Hordeum jubatum* und *Lepidium virginicum* gewonnenen Beobachtungen überein, welche lehrten, daß diese genannten Differenzen (bei der ersteren) geradezu auf den Wert Null sinken.

Alle die mitgeteilten Daten beziehen sich auf relativen Lichtgenuß. Berechnet man den absoluten Lichtgenuß aus den an den vier Orten beobachteten Mittagsintensitäten, so ergibt sich dieselbe Regel, welche für den absoluten Lichtgenuß der beiden früher besprochenen Pflanzen abgeleitet wurde.

Sehr bemerkenswert erscheint es mir, daß in keinem Falle die freie Exposition, also der maximale Lichtgenuß sich als günstigste Beleuchtung erwies, vielmehr bei etwas eingeschränkterem Lichtgenuß die Pflanze am üppigsten gedeiht, was nicht nur in der volleren Entwicklung der Vegetationsorgane, sondern auch in der Größe und Üppigkeit der Blütenköpfe zum Ausdrucke kam. In Bismarck betrug der optimale

Lichtgenuß $\frac{1}{2}$ und er erhöht sich mit zunehmender Seehöhe sichtlich um eine Spur; allein mir scheint die Methode nicht scharf genug, um die sich ergebenden Differenzen mit Genauigkeit bestimmen zu können. Die Werte in den höheren Regionen betrugen nach meinen Messungen $\frac{1}{1 \cdot 8}$ bis $\frac{1}{1 \cdot 9}$.

Weiters habe ich bei derselben Pflanze beobachtet, daß eine sichtliche Verkümmerung je nach der Seehöhe bei verschiedenen Werten des Lichtgenusses sich einzustellen scheint, doch ist mit Bezug auf die Höhenorte, an welchen die Beobachtungen erfolgten, die Methode gleichfalls nicht fein genug, als daß sich die betreffenden Werte mit Genauigkeit hätten feststellen lassen. Es wurden zahlreiche Beobachtungen angestellt, welche ergaben, daß in Bismarck die Verkümmerung schon bei etwa $L = \frac{1}{4}$ sich einstellte, während an den anderen Beobachtungspunkten die korrespondierenden Werte zwischen etwa $L = \frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{3}$ schwankten.

4. **Ambrosia artemisiaefolia** L.

Diese Pflanze konnte ich nur von Chicago bis Bismarck verfolgen. Schon in Billings suchte ich nach ihr vergebens.

Ich fand sie an allen drei Standorten, d. i. in Chicago, St. Paul und Bismarck bei völlig freier Exposition ($L = 1$). Die Minima waren verschieden: Das relative Lichtgenußminimum betrug in Chicago $\frac{1}{9}$, in St. Paul $\frac{1}{7}$, welchen Wert ich auch in Bismarck fand.

Auf unbedecktem Himmel und Mittagssonne bezogen, betrug das absolute Minimum in Chicago 0·047, in St. Paul 0·055, in Bismarck 0·058.

Das Minimum des relativen Lichtgenusses wird bei dieser Pflanze schon auf verhältnismäßig geringer Seehöhe (500 *m*) konstant und die Minima des absoluten Lichtgenusses näherten sich schon auf verhältnismäßig geringer See-

höhe einem konstanten Werte. Über diese Höhe hinaus scheint die Pflanze nicht mehr fähig, im Kampfe mit anderen Pflanzen ihre Existenz zu sichern.

5. **Artemisia tridentata** Nutt.

Es ist dies ein im westlichen Teile Nordamerikas in riesiger Menge auftretender Strauch, welcher in Amerika wie einige andere verwandte Arten unter dem Namen »Sage brush« oder »Sage wood« allgemein bekannt ist. In Montana bedeckt die Pflanze ungeheuere Landesstrecken oft ausschließlich. Sie dominiert nach Coulter[1] von Montana bis Colorado und weiter westwärts. Auch auf den Prärien im Staate Oregon und im Gebiete des Lewis River[2] kommt dieser charakteristische Strauch vor.

Ich habe auf meiner Reise durch Montana und später auf der Rückfahrt in Colorado diese Pflanze reichlich zu beobachten Gelegenheit gehabt. Ich fand sie fast überall in vollkommen freier Exposition ($L = 1$). Nur in den Höhen von Mammoth Hot Springs fand ich dieselbe bei einer kleinen Lichteinschränkung, welche den Werten $\frac{1}{1 \cdot 3}$ bis $\frac{1}{1 \cdot 4}$ entsprach. In der Höhe von Cañon (zirka 8000 engl. Fuß) beobachtete ich die Pflanze bei $L = \frac{1}{3 \cdot 4}$ schon mit verkümmerten Blättern und bei $L = \frac{1}{2}$ im lichten Schatten von *Pinus Murrayana* völlig blütenlos. Diese und die nächstfolgende Spezies gehören zu den lichtbedürftigsten Gewächsen.

6. **Artemisia gnaphalodes** Nutt.

Im weiteren Umkreise von Billings und Livingston beobachtete ich eine massenhaft auftretende, strauchartige, im Habitus der früher genannten ähnliche, aber von ihr gänzlich verschiedene *Artemisia*, welche in Billings mit dem Namen Sage-brush oder Salt Sage-brush bezeichnet wird. Auf der Rück-

---

[1] Coulter, Man. Rocky Mountains, New York 1885.

[2] Torrey and Gray, Flora von Nordamerika.

reise, in St. Louis, legte ich die Pflanze in blühendem und gut konserviertem Zustande, Herbarexemplaren, Herrn Prof. Trelease mit der Bitte um Bestimmung der Spezies vor. Er bezeichnete sie als *Artemisia gnaphalodes* Nutt.

Auch diese Spezies ist in Amerika, insbesondere im westlichen Nordamerika sehr verbreitet. Vom Westen des Kontinents geht sie bis Michigan und Illinois.[1] Auch in Kalifornien, in Minnesota, Texas und Mexiko kommt sie vor.[2]

Ich habe die Pflanze insbesondere in der Umgebung von Billings aufmerksam beobachtet; aber ich habe sie dort immer nur bei völlig freier Exposition angetroffen. Hingegen gelang es mir in Livingston sie doch auch bei eingeschränkterer Beleuchtung zu finden. Im lichten Schatten von *Populus accuminata* ($L = \frac{1}{9}$) fand ich sie, freilich in gänzlich blütenlosem Zustande in Gesellschaft fruchtender Rosen (*Rosa acicularis* Lindl.) und nicht blühender Exemplare von *Solidago sp.* und *Aster sp.*

7. Achillea Millefolium.

Die Schafgarbe gehört, ohne gerade Kosmopolit zu sein, zu den verbreitetsten Pflanzen der Erde. Sie findet sich bekanntlich in ganz Europa, im gemäßigten Asien und in Nordamerika. Engler zählt sie unter den der Vegetation der südlichen Rocky Mountains angehörigen Pflanzen auf,[3] welchem Vegetationsgebiete auch der Yellowstone Park zuzuzählen ist.

Da ich diese Pflanze auf meiner amerikanischen Reise mehrmals auffand, so schien es mir des Vergleiches halber passend, sie auf den betreffenden Standorten auf ihren Lichtgenuß zu prüfen.

---

[1] Coulter, l. c.

[2] Näheres über das Vorkommen von Art. gnaph. s. noch Torrey and Gray, Flore North Am. und Britton and Brown l. c. p. 467 und Mac Millan l. c. p. 551.

[3] Engler, Vegetation der südlichen Rocky Mountains. Notizblatt des kön. bot. Gartens in Berlin. 1902.

Nach meinen, auf Wiener Beobachtungen bezugnehmenden, bisher noch nicht veröffentlichten Aufzeichnungen kommt die Pflanze frei exponiert ($L = 1$) und in Schattenlagen vor. Das Minimum des Lichtgenusses beträgt (im Spätsommer in Wien beobachtet) $= \frac{1}{13 \cdot 5}$.

In Livingston fand ich das Minimum $= \frac{1}{8 \cdot 6}$. Im Schatten eines Pappelwaldes *(Populus accuminata)*, woselbst am 27. August eine Lichtstärke $= \frac{1}{9 \cdot 1}$ (bezogen auf Mittagsintensität bei unbedecktem Himmel $= 0 \cdot 054$) gemessen wurde, kam *Achillea Millefolium* wohl auch noch vor, gelangte aber nicht zur Blüte.

Im sehr hellen Schatten von *Pinus Murrayana* beobachtete ich unweit des Cañon-Hotels am 2. September in einer Seehöhe von 8000 a. F. bei blühenden Exemplaren von *Achillea Millefolium* ein Lichtgenußminimum $= \frac{1}{7 \cdot 5}$ (bezogen auf Mittagsintensität bei klarem Himmel $= 0 \cdot 060$).

Man sieht aus diesen Zahlen, daß bei *Achillea Millefolium* mit der Zunahme der Seehöhe der relative Lichtgenuß zunimmt. Ein Gleiches gilt auch für den absoluten Lichtgenuß.

Ich führe hier noch eine am 19. August angestellte Beobachtung an, welche ich in der Nähe der Niagarafälle gemacht habe. Ich sah hier eine *Achillea*, welche ich für *A. Millefolium* hielt, die sich aber durch Zartheit des Aufbaues und namentlich durch zarte Fiederung der relativ großen Blätter von den mir bekannten Formen der gemeinen Schafgarbe unterschied.[1] Es fiel mir auf, daß diese Pflanze viel tiefer in den Schatten ging als unsere gewöhnliche Schafgarbe. Es war mir damals leider mein zu genauen Lichtmessungen bestimmter Apparat nicht zur Hand, ich konnte

[1] David F. Day führt in seiner Flora von Buffalo (The plants of Buffalo and its Vicinity, Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences. Buffalo (1882, p. 110) nur eine *Achillea*, nämlich *A. Millefolium* L. an.

also nur eine Schätzung vornehmen, welche ergab, daß das Lichtgenußminimum unter $\frac{1}{20}$ lag, also beträchtlich tiefer als das relative Lichtgenußminimum, welches ich in Wien an unserer *Achillea Millefolium* beobachtete.

Die alte Linné'sche Art *Achillea Millefolium* ist in neuerer Zeit in mehrere Formen zerlegt worden, von denen einzelne als Spezies gelten. Es wäre gewiß interessant, diese verschiedenen Formen auf ihren Lichtgenuß zu prüfen, woraus sich ableiten ließe, ob und inwieweit dieselben an die Lichtstärke sich angepaßt haben, vielleicht auch, ob die einzelnen Formen nicht unter dem Einflusse verschiedener Lichtintensität zustande gekommen sind.

8. bis 13. **Aster** sp.

Der Reichtum Nordamerikas an Asterarten ist allgemein bekannt. Viele nordamerikanische Arten haben Eingang in unserer Gartenkultur gefunden. Manche weit verbreitete Spezies treten so massenhaft auf, daß sie für den Landschaftscharakter maßgebend werden.

Einige besonders charakteristische Arten habe ich in Bezug auf den Lichtgenuß eingehend studiert.

Im allgemeinen ist der Lichtgenuß der amerikanischen Arten, zumal der kleinblättrigen, ein hoher; man findet sie am häufigsten bei völlig freier Exposition, doch gehen sie, wenn sie nicht gerade im Wettbewerbe mit Ruderalpflanzen stehen, noch bis $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{8}$ oder auch noch tiefer in den Schatten.

Als Beispiel führe ich *Aster adscendens* Lindl. an, welche ich in der Nähe des Cañon beobachtete (bei 8000 a. F.), deren Lichtgenuß $= 1$ bis $\frac{1}{6}$ gefunden wurde.

Unter allen Asterarten, welche ich im Yellowstonegebiete zu beobachten hatte, besaß keine einen höheren Lichtgenuß als die auf salzhaltigem Boden vorkommende *A. leucanthemifolia* Green. Ich beobachtete sie in der zweiten Hälfte des August in Mammoth Hot Springs. Sie ist beinahe immer voll-

kommen frei exponiert und ich habe ihr Lichtgenußminimum nie unter $\frac{1}{2}$ gefunden. Nach meinen Beobachtungen ist also der relative Lichtgenuß dieser Aster 1 bis $\frac{1}{2}$.

Ich füge hier gleich eine großblättrige, gleichfalls in Mammoth Hot Springs beobachtete Asterart an, welche das niedrigste Lichtgenußminimum aufwies, welches ich bei nordamerikanischen Astern überhaupt beobachtet habe. Der Lichtgenuß dieser Aster *(A. conspicuus* Lindl.*)* = 1 bis $\frac{1}{25}$. Es ist auch die einzige von mir beobachtete Asterart, welche euphotometrische Blätter besaß. Einige Tage später sah ich eine großblättrige Asterart *(A. meritus* Aven Nelson*)* am Yellowstonelake, deren Lichtgenuß 1 bis $\frac{1}{16}$ betrug. Euphotometrische Blätter besitzt sie aber nicht, wenn auch die älteren Blätter eine gewisse Tendenz zu euphotometrischer Ausbildung zeigten.

Eine von mir in der Umgebung des Cañon am 2. September beobachtete Asterart wies einen Lichtgenuß = 1 bis $\frac{1}{6}$ auf. Die Seehöhe des Standortes betrug zirka 8000 a. F.

Bei Livingstone beobachtete ich eine blaublühende Aster *(Aster incanus* Green), welche frei exponiert auftritt, aber auch am Waldrande bei etwa $L = \frac{1}{2}$ gut gedieh. Sie ging nicht tiefer als bis auf $\frac{1}{3}$ in den Waldesschatten.

Eine von mir in Nordamerika oft angetroffene, weißblühende Asterart, deren Lichtgenuß 1 bis $\frac{1}{8}$ betrug, habe ich bei Bismarck als Ruderalpflanze häufig gesehen. Nach den am 24. August vorgenommenen Beobachtungen sinkt der Lichtgenuß dieser Pflanze dort nicht unter $\frac{1}{3}$. Auf lichtärmeren Standorten wird sie von anderen Ruderalpflanzen, namentlich von *Ambrosia artemisiaefolia* T. und *Lepidium virginicum* verdrängt.

Herr Prof. Trelease, dem ich die zuletztgenannte Aster später in St. Louis vorlegte, hatte die Güte, diese Art zu bestimmen. Es ist die *Aster multiflorus* Ait. Die vier oben genannten Spezies: *A. adscendens* Lindl., *A. leucanthemifolius* Greene, *conspicuus* Lindl. und *incanus* Gray wurden von Herrn Prof. v. Wettstein bestimmt. Die Bestimmung von *A. meritus* Aven Nelson ergab sich durch den Vergleich mit dem Nelson'schen Herbar (s. oben p. 80).

14. **Matricaria discoidea** D. C.

Diese nunmehr fast kosmopolitisch gewordene Komposite fand ich Ende August im blühenden Zustande bei Mammoth Hot Springs, wo sie stellenweise reichlich an Waldrändern auftritt. Sie kommt aber auch bei völlig freier Exposition vor. Das Minimum des relativen Lichtgenusses fand ich niemals unter $\frac{1}{2}$, so daß auf dem genannten Standorte der Lichtgenuß dieser Pflanze $= 1$ bis $\frac{1}{2}$ ist.

15. **Dysodia chrysanthemoides** Lag.

Diese von Herrn Prof. v. Wettstein bestimmte Komposite habe ich am 12. September sehr häufig in der Umgebung von Colorado Springs, insbesondere auf unbebauten Stellen gefunden, wo sie frei exponiert auftrat. Sie geht aber bis zu einer bestimmten Grenze auch in den Schatten; so fand ich sie auch häufig im lichten Schatten von Pappeln *(Populus accuminata* und *deltoides)*. Nach mehreren von mir vorgenommenen Messungen ist der relative Lichtgenuß dieser Pflanze auf den beobachteten Standorten (1860 bis 1900 *m*) $= 1$ bis $\frac{1}{3 \cdot 5}$.

16. **Eryophyllum integrifolium** (Hook.) Green.

Diese Komposite fand ich am 2. September im blühenden Zustande häufig in der Umgebung des Cañon auf einer Seehöhe von beiläufig 8000 a. F. Der Lichtgenuß derselben war $= 1$ bis $\frac{1}{5}$.

17. **Madia glomerata** Hook.

Zu derselben Zeit beobachtete ich auf dem gleichen Standorte diese Komposite. Sie stand in der Regel frei exponiert, ging aber in den Schatten bis $\frac{1}{4}$. Nur bis $\frac{1}{3}$ fand ich sie normal. Bei $\frac{1}{4}$ erschien sie schon etwas verkümmert. Einige Tage später fand ich diese Pflanze auch am Yellowstone Lake, etwa 1000 a. F. tiefer. Sie trat hier in stattlicheren Exemplaren als am Cañon auf. Der relative Lichtgenuß wurde aber trotz der beträchtlich tiefen Lage genau so wie auf dem hohen Standort gefunden. Die Lichtgenußverhältnisse sind also ähnliche, wie bei *Hordeum jubatum* (p. 89) und einigen anderen oben genannten Pflanzen, bei welchen trotz bedeutender Höhendifferenz von einer bestimmten Höhe angefangen der relative Lichtgenuß konstant bleibt. Da aber mit der Seehöhe die Lichtintensität zunimmt, so ist zu ersehen, daß in all diesen Fällen der absolute Lichtgenuß mit der Seehöhe zugenommen hatte.

18. **Phacelia leucophylla** Torr.

An dieser schönen Hydrophyllacee, welche ich Ende August im Yelowstone Park noch reichlich im blühenden Zustande gefunden habe, und welche später Herr Prof. Trelease in St. Louis zu bestimmen die Güte hatte, konnte ich einige interessante Wahrnehmungen über die Lage der grundständigen Blätter (sogenannte Wurzelblätter) bei verschiedener Beleuchtung anstellen.[1]

Die Pflanze kommt zumeist bei angenähert freier Exposition ($L = \frac{1}{1 \cdot 2}$ bis $\frac{1}{1 \cdot 4}$) vor, indes auch im vollen Tageslichte ($L = 1$). Nach meinen Aufzeichnungen läge das Minimum des Lichtgenusses bei $L = \frac{1}{5}$; doch habe ich die Lage des Minimums bei dieser Pflanze nicht mit der nötigen Aufmerk-

[1] Über Verbreitung dieser Pflanze, s. Britton and Brown l. c. III. (1898), p. 76.

samkeit zu verfolgen Gelegenheit gefunden. Hingegen konnte ich feststellen, daß sie bei freier oder angenähert freier Exposition ihre grundständigen Blätter mehr oder weniger stark aufrichtet. Unter diesen Beleuchtungsverhältnissen ist das Blatt dieser Pflanze panphotometrisch; es empfängt viel diffuses Licht, wehrt sich aber schon gegen zu starke direkte Insolation. Wenn aber die Pflanze so gegen das Tageslicht orientiert ist, daß sie einen ansehnlichen Teil des gesamten diffusen Tageslichtes als Oberlicht erhält, hingegen der direkten Wirkung des Sonnenlichtes nicht oder nur wenig ausgesetzt ist, dann werden die Wurzelblätter euphotometrisch, sie stellen sich senkrecht auf das stärkste diffuse Licht, und wenn dies von oben kommt, genau horizontal.

Die Einwirkung eines scharf abgeschnittenen Oberlichtes auf die fixe Lichtlage der Blätter von *Phacelia leucophylla* habe ich nirgends schöner ausgeprägt gefunden als auf einem bestimmten Standort in der Nähe von Mammoth Hot Springs. Es ist ein Vorkommen, welches den Eindruck macht, wie ein zu Gunsten des Beobachters von der Natur angestelltes Experiment. Ich meine das Auftreten an bestimmten Stellen jener trichterförmig nach oben geöffneten Höhle, welche zu den Sehenswürdigkeiten von Mammoth Hot Springs gehört und als Mc. Cartney's Cave allen Besuchern des Yellowstone National Park bekannt ist.[1] Die obere Öffnung der Höhle hat einen Durchmesser von beiläufig 4 bis 5 *m*. Sie setzt sich etwa zylindrisch nach unten fort und bildet hier eine stark beschattete Ringfläche von 1 bis 2 *m* Breite, von wo aus sie dann vertikal in die Tiefe hinabragt. Auf der genannten Fläche finden verschiedene kraut- und staudenartige Gewächse ihr Fortkommen. Unter anderen wächst und blüht hier *Phacelia leucophylla*, fast ausschließlich dem diffusen Tageslichte ausgesetzt, und hier ist es, wo ihre Wurzelblätter euphotometrisch werden und auf der genannten Fläche sich horizontal ausbreiten.

---

[1] Über diese und andere Höhlen in der Nähe von Mammoth Hot Springs, s. Captain H. M. Chittenden, The Yellowstone National Park. Cincinnati 1904, p. 280.

Horizontal ausgebreitete Wurzelblätter genießen selbstverständlich das stärkste diffuse Licht (Zenitlicht). Diese Beleuchtung gereicht der Pflanze, falls sie bloß auf diffuses Licht, wie in unserem Falle, angewiesen ist, zu großem Vorteil. Es ist aber leicht einzusehen, daß horizontal liegende Wurzelblätter bei völlig freier Exposition der betreffenden Pflanze auch sehr starker Sonnenbeleuchtung ausgesetzt sind, so daß die fixe Lichtlage von Wurzelblättern fast keine stärkere Beleuchtung gestattet, als die durch die horizontale Lage gebotene. Diese Beleuchtung ist aber häufig eine zu starke, d. i. für die betreffende Lage abträgliche. In diesem Falle, wie er ja auch bei *Phacelia leucophylla* vorliegt, hilft sich die Pflanze, indem ihre grundständigen Blätter den panphotometrischen Charakter annehmen und auf diese Weise zu starke direkte Sonnenstrahlung abwehren. Die Aufrichtung der Blätter, wie eine solche bei Annahme des panphotometrischen Charakters sich einstellt, hat für die Pflanze auch den Vorteil, die Wärmeausstrahlung zu vermindern nach dem bekannten Leslie-Fourier'schen Gesetze, demzufolge die Ausstrahlung mit dem Cosinus des Neigungswinkels wächst.

19. **Orthocarpus luteus** Nutt.

In der Umgebung von Mammoth Hot Springs habe ich diese Scrophulariacee Ende August im blühenden Zustande häufig gesehen.[1] Sie tritt teils auf trockenen, teils auf feuchten Standorten (feuchte Wiesen, Bachufer) auf. Lichtgenuß 1 bis $\frac{1}{5}$. Sowohl auf trockenem als auf feuchtem Standorte schien sie mir bei $\frac{1}{5}$ bereits etwas verkümmert, woraus hervorzugehen scheint, daß das Optimum des Lichtgenusses über $\frac{1}{5}$ gelegen sei.

20. **Diodia virginiana** L.

Es ist dies eine schön blühende, auffällige Rubiacee, welche ich am 19. August bei den Niagarafällen beobachtete.

[1] Über das Vorkommen dieser Pflanze in Nordamerika, s. Britton and Brown, l. c. III., p. 181.

Die Pflanze stand am teilweise bewaldeten Rande eines breiten, in den Niagara sich ergießenden Baches, sichtlich einer großen Bodenfeuchtigkeit angepaßt.

Da ich, wie schon bemerkt, während meines kurzen, bloß eintägigen Aufenthaltes bei den Niagarafällen meinen zu genauen Lichtmessungen dienenden Apparat nicht zur Hand hatte, konnte der Lichtgenuß nur schätzungsweise bestimmt werden. Dieser Schätzung zufolge schwankt der relative Lichtgenuß dieser Pflanze zwischen $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{3}$, und geht das Minimum gewiß nicht viel unter den angegebenen kleinen Wert hinab. Aber gerade an dieser Pflanze wird ersichtlich, daß das Minimum des Lichtgenusses hier mitbestimmt wird durch den Grad der Bodenfeuchtigkeit, d. h. die Pflanze geht hier sichtlich nicht tiefer in den Waldesschatten, weil die zu ihrer Existenz erforderliche Bodenfeuchtigkeit in den tiefer beschatteten Partien des Terrains nicht mehr vorhanden war. Zur Ermittlung ihres wahren Lichtminimums wäre ein anderes Terrain erforderlich gewesen, auf welchem bei für die Pflanze ausreichender Bodenfeuchtigkeit eine größere Lichteinschränkung geherrscht haben müßte. Es ist ja ganz selbstverständlich, daß der wahre Lichtbedarf einer Pflanze nur unter sonst gleichen Vegetationsbedingungen ermittelt werden kann, wozu noch zu bemerken ist, daß hierbei auch die Konkurrenz mit anderen Pflanzen zu beachten ist, was ich bei früherer Gelegenheit schon ausführlich besprochen habe.[1]

21. **Sphaeralcea acerifolia** Nutt.

In den letzten Tagen des August fand ich in Mammoth Hot Springs eine schön blühende Malvacee, welche mir wegen ihrer sichtlich relativ starken Lichteinschränkung wert schien, auf den Lichtgenuß geprüft zu werden.

Nach der später in St. Louis von Herrn Prof. Trelease vorgenommenen Bestimmung ist diese Malvacee *Sphaeralcea acerifolia* Nutt.

---

[1] Photometr. Unters., II., p. 607 ff.

Die vorgenommenen photometrischen Prüfungen ergaben, daß das Maximum des Lichtgenusses dieser Pflanze $= 1$ ist, daß aber das Minimum des Lichtgenusses der Blätter bis auf $\frac{1}{30}$ sinken kann.

Die oberen Blätter, welche stets eine relativ größere Lichtmenge erhalten, sind panphotometrisch, aber die tiefer situierten Blätter habe ich ausgesprochen euphotometrisch gefunden und gerade diese Eigentümlichkeit schien mir darauf hinzudeuten, daß diese Pflanze sich auch auf einen sehr geringen Lichtgenuß einrichten kann, was die Beobachtung auch bestätigt hat.

Ich habe auf so großer Seehöhe kein kraut- oder staudenartiges Gewächs gefunden, welches ein so tiefes Lichtminimum aufwies als diese Malvacee. Ihr zunächst kommt die oben genannte Aster mit einem Lichtminimum $= \frac{1}{25}$.

22. **Lupinus parviflorus** Nutt.

Diese Papilionacee sah ich im blühenden Zustande häufig zwischen Cañon und dem Yellowstone Lake. Sie tritt in freier Exposition auf, geht aber mit *Juniperus nana* und *Achillea Millefolium* auch in lichten Waldesschatten, wo ich als Minimum des Lichtgenusses den Wert $\frac{1}{6 \cdot 5}$ konstatierte. Demnach ist auf den genannten Standorten (zwischen 6000 bis 8000 a. F.; die Messungen wurden in den ersten Tagen des September vorgenommen) $L = 1$ bis $\frac{1}{6 \cdot 5}$.

Die Bestimmung der Pflanze danke ich Herrn Prof. Trelease.

23. **Petalostemon violaceus** Michx.

Die dichten, lebhaft rotvioletten Blütenähren dieser Pflanze verleihen ihr etwas ungemein Anziehendes, und ich muß gestehen, daß diese wohltuende Wirkung auf das Auge die

nächste Veranlassung gewesen ist, mich mit ihr eingehender zu beschäftigen.

Ich fand diese Pflanze in der Umgebung von Colorado Springs auf dem Wege zu dem »Garden of the Gods«, wo sie auf trockenen Hügeln, von Gräsern und Kompositen überwachsen, reichlich zu finden war.

Ich untersuchte die Pflanze auf ihren Lichtgenuß, ohne zu wissen, welcher Gattung sie angehöre. Ich erriet auch die Familie nicht, welcher sie zugehört, und ich möchte zu meiner Entschuldigung anführen, daß ich später in St. Louis einem berühmten europäischen Kollegen ein sehr gut konserviertes Exemplar dieser Pflanze mit der Bitte vorlegte, mir wenigstens die Familie anzugeben, in welche diese Pflanze zu stellen ist. Auch er konnte aus dem Eindrucke, den dieses sonderbare Gewächs auf ihn machte, dessen systematische Stellung nicht angeben. Es wäre ihm und wohl auch mir bei genauer Untersuchung mit der Lupe wohl gelungen zu erkennen, daß in dieser Pflanze ein Repräsentant einer auch bei uns sehr verbreiteten und selbst dem Anfänger bekannten Familie vorliegt, eine Papilionacee. Die in der Infloreszenz dicht gedrängt stehenden, sehr kleinen Korollen geben den Blütenständen das rätselhafte Aussehen. Ich führe dies als ein sehr instruktives Beispiel dafür an, daß manche Pflanzen in ihrem Habitus ihre Angehörigkeit zu nahe verwandten Pflanzen so sehr verleugnen, daß erst eine genaue Untersuchung über ihre Stellung im Systeme aufklärt.

Herr Prof. Trelease in St. Louis hatte die Güte, diese Pflanze zu bestimmen. *Petalostemon violaceus* Michx. (= *Kuhnistera purpurea* [Vent.] Mc. M.), kommt in Indiana, Texas und Colorado als Prairiepflanze vor.[1] Ihr populärer Name ist Violet Prairie-clover.

Die Vergesellschaftung dieser Pflanze mit anderen etwa gleich hohen Pflanzen regte mich an, die eigentümlichen natürlichen Beleuchtungsverhältnisse derselben festzustellen und mit anderen analogen Fällen zu vergleichen.

---

[1] Britton and Brown, l. c., II., p. 250.

Mit Rücksicht auf das Terrain, auf welchem *Petalostemon violaceus* von mir beobachtet wurde, wäre man geneigt gewesen, anzunehmen, daß diese Pflanze des vollen Tageslichtes teilhaftig sei, also ihr Lichtgenuß = 1 zu setzen ist. Allein man muß beachten, daß diese Pflanze nicht frei steht, sondern neben ihr gleich große oder auch etwas größere Gräser und andere krautartige Gewächse vorkommen, welche ihr einen Teil des Gesamtlichtes entziehen. Wären alle Pflanzen des Standorts gleich groß und alle ihre Blüten gipfelständig, so könnte man wenigstens mit Rücksicht auf die Blüten sagen, daß der Lichtgenuß der letzteren gleich eins sei. Allein nicht nur die Blüten sondern alle oberirdischen Organe unserer Pflanze befanden sich gewissermaßen hinter einem Schleier zarter Gräser und anderer Pflanzen, welcher lichtdämpfend auf sie wirkte. Es kann also trotz der freien Exposition des Terrains von einem Lichtgenuß = 1 weder bei *Petalostemon violaceus* noch bei den Begleitpflanzen die Rede sein.

Derartige Beleuchtungsverhältnisse habe ich allerdings in meinen früheren Schriften unter Hinweis auf Schutz gegen zu starke Bestrahlung[1] oder um die Beleuchtungsverhältnisse des Getreides zu veranschaulichen,[2] gelegentlich kurz berührt. Aber gerade die in Rede stehende Pflanze hat mich angelockt, diesen Gegenstand im Vergleiche zu anderen Beleuchtungsverhältnissen der Pflanze näher ins Auge zu fassen.

Nur in besonderen Fällen wird der Lichtgenuß einer dem vollen Tageslichte ausgesetzten Pflanze ein so vollkommener sein, daß nicht nur die ganze Pflanze, sondern jedes seiner dem Lichte ausgesetzten Organe das gesamte Tageslicht genießt. Man denke z. B. an *Lemna*, deren grüne Organe auf der Wasserfläche horizontal liegen oder an die so häufig vorkommenden vollkommen horizontal ausgebreiteten Wurzelblätter. Bei freier Exposition ist der Lichtgenuß jedes Exemplares der Wasserlinse = 1, desgleichen der Lichtgenuß des ganzen Blattwerkes grundständiger Rosetten.

---

[1] Photom. Unters. II. (1895).

[2] Photom. Unters. III. (1905) p. 412.

Die Regel ist aber wohl, daß selbst auf vollkommen frei exponiertem Standorte ein Gewächs mit einem Teile seines Laubes einen anderen Teil desselben beschattet. Bei frei exponierten Bäumen und Sträuchern drücken wir deshalb den Lichtgenuß in der Form aus, daß wir die Grenzen der Beleuchtung in die bestimmte Formel

$$L = 1 \text{ bis } \frac{1}{n}$$

bringen. Der Wert 1 gibt die Beleuchtung jener in der Peripherie des Laubes gelegenen Blätter an, welche des gesamten Tageslichtes teilhaftig sind; hingegen bezeichnet $\frac{1}{n}$ den Anteil des Tageslichtes, welches den am schwächsten beleuchteten Blättern der betreffenden Holzgewächse eben noch zu gute kommt.

Eigentlich hätte bei allen Gewächsen, deren Lichtgenuß $= 1$ ist, die also der vollen Tagesbeleuchtung unterworfen sind und deren Blätter sich teilweise beschatten, das an derselben sich einstellende Minimum ermittelt werden sollen, z. B. bei den beiden oben besprochenen *Artemisia*-Arten, welche nach den mitgeteilten Beobachtungen fast nur bei völlig freier Exposition gedeihen *(A. gnapholodes* und *tridentata).* Auf diese Feinheit ist aber nicht eingegangen worden und es wird Sache späterer Untersuchungen sein, nicht nur die relativen, sondern auch die absoluten Minima des Lichtgenusses der Organe dieser Pflanze zu ermitteln. Indes werde ich weiter unten auch für einige staudenartige Gewächse derartige Minima, welche ich auf meiner Reise feststellte, anführen.

Die Einschränkung des Lichtgenusses einer Pflanze wird entweder bedingt durch die Konfiguration des Terrains, oder durch einen Teil des eigenen Laubes oder endlich durch andere Gewächse.

Der erste Fall stellt sich beispielsweise ein, wenn eine Pflanze an einer vertikalen Wand, z. B. an einer Felswand steht, wo ihr bei sonst freier Exposition etwa das halbe Tageslicht entzogen wird, oder wenn eine Pflanze in einer Schlucht

wächst, wo sie auf einen kleinen Teil des Oberlichtes angewiesen ist. Man wird hierher auch jene Fälle rechnen dürfen, in welchen Mauern, Häuser, andere Baulichkeiten, Dämme etc. einen Teil des allgemeinen Tageslichtes abschneiden.

Der zweite Fall wurde schon erörtert, derselbe spielt namentlich bezüglich des Lichtgenusses der Bäume und Sträucher eine große Rolle.

Der dritte Fall erfordert eine nähere Betrachtung, da er in zahlreichen Typen auftritt. Man achtet aber gewöhnlich nur auf den am meisten in die Augen springenden Fall, wenn nämlich große, reichlich Schatten spendende Gewächse, Bäume und große Sträucher kleineren Gewächsen Schutz bieten. Hier spricht man von Schattenpflanzen der Au, des Waldes etc.

Aber es gibt noch andere hierher gehörige Fälle, vor allem den, welchen wir im Auftreten der uns hier beschäftigenden Pflanze *Petalostemon violaceus* vor uns haben. Es sind Pflanzen von gleichen oder nur wenig verschiedenen Dimensionen, die sich, gesellig auftretend, gegenseitig im Lichtgenusse einschränken. Dieser Fall ist von mir, wie schon oben bemerkt, angedeutet, aber von keiner Seite noch eingehender erörtert worden. Auf Saatfeldern und Wiesen bildet er die Regel. Auf den ersteren entziehen nicht nur die Individuen der Saat sich gegenseitig einen Teil des Lichtes, sondern die zwischen den Getreidepflanzen auftretenden Unkräuter nehmen den kultivierten Gewächsen einen Teil des Lichtes und vice versa. Die »Dichtigkeit der Saat«, bekanntlich ein wichtiger landwirtschaftlicher Gegenstand, ist ein Problem, welches auch vom Standpunkte des Lichtbedürfnisses in die Hand zu nehmen sein wird, während man bisher bloß die Raumfrage und die Menge der bei mehr oder minder dichter Saat den einzelnen Pflanzen zugute kommenden Bodennahrung und etwa noch die bei verschiedener Saatdichte sich ergebenden Unterschiede der Transpiration in Rechnung gezogen hat. Hier liegt ein interessantes Problem vor, welches aus theoretischen und praktischen Gründen zu eingehender Bearbeitung einladet. Ich möchte den hier beschriebenen Fall als »Verschleierung« der ausgesprochenen »Beschattung« gegenüberstellen.

Auf meine *Petalostemon violaceus* betreffenden dießbezüglichen Wahrnehmungen komme ich weiter unten noch zurück. Vorerst möchte ich noch auf einen vierten Typus des Lichtentzuges aufmerksam machen, der durch das Zusammenleben verschiedener Pflanzen bedingt wird; d. i. nämlich der Lichtentzug, welcher von Epiphyten auf die dieselben tragenden Gewächse ausgeübt wird. Ich werde diesbezüglich später ein klassisches Beispiel vorzuführen in der Lage sein.

Bei der Untersuchung des Lichtgenusses von *Petalostemon violaceus* habe ich auf drei Hauptpunkte geachtet: 1. auf die Beleuchtung des Standortes durch das Tageslicht, 2. auf den Lichtgenuß, welchem die Blüten, und 3. auf den Lichtgenuß, welchem die Blätter der Pflanze ausgesetzt waren.

Was zunächst die Beleuchtung des Standortes anbelangt, auf welchem ich die genannte Pflanze beobachtete, so war dieselbe so gut wie dem gesamten Tageslichte ausgesetzt. Das Terrain war allerdings gewellt und in der Ferne erhoben sich Gebirge, darunter auch der 4310 *m* hohe Pike's Peak. Aber was hier an Licht abgeschnitten wird, ist mit Rücksicht auf die geringe Intensität der in der Nähe des Horizonts reflektierten Lichtstrahlen so wenig, daß es vernachlässigt werden kann. Die Lichtstärke des Standortes darf $= 1$ gesetzt werden.

Die nachfolgenden Beobachtungen wurden am 12. September angestellt.

Die Blütenstände unserer Pflanze habe ich nur selten sich über die umgebenden Gräsern erheben sehen. Die Verschleierung der Infloreszenzen durch die begleitenden Gräser hatte einen Lichtentzug zur Folge, welcher einem relativen Lichtgenußminimum $= \frac{1}{1 \cdot 9}$ entsprach.

Stärker war das Laub durch die umgebenden Gräser und Kompositen verschleiert. Nirgends sah ich die Blätter unter Beleuchtungsverhältnissen, welche einem Lichtgenusse $= 1$ entsprochen hätte. Als Minimum des Lichtgenusses fand ich $\frac{1}{12}$. Unter $\frac{1}{12}$ erscheinen die Blätter vergilbt oder verkümmert.

24. **Mentzelia nuda** (Pursh) F. et G.

Diese prachtvoll blühende Onagrariacee habe ich auf demselben Standorte wie die frühere, aber sonst noch oft in Colorado gesehen. Gewöhnlich ist die Pflanze vollkommen frei exponiert. Es gelang mir nicht, sie auf Standorten zu beobachten, auf welchen die Terrainverhältnisse den Lichtgenuß eingeschränkt haben würden. Wo sie wie *Petalostemon violaceus* zwischen hohen Gräsern auftritt, sah ich den Lichtgenuß der Blüten nur bis auf $\frac{1}{1 \cdot 8}$ sinken. Der Lichtgenuß des Laubes sinkt gewiß nicht so tief wie bei *Pentalostemon violaceus.* Da die Pflanze aber nur sehr vereinzelt auftrat, so ist es mir nicht gelungen, eine genauere Messung auszuführen.

Die Bestimmung dieser Pflanze wurde von Herrn Prof. Trelease kontrolliert.

II. Beobachtungen über den Lichtgenuß von Holzgewächsen.

1. **Pinus Murrayana** »Oreg. Com.«

Diese Föhrenart, in Nordamerika Lodgepole Pine genannt,[1] kommt, Wälder bildend, im Yellowstonepark in ungeheuren Massen vor. Um Mammoth Hot Springs habe ich sie noch nicht gesehen, aber gegen den Cañon zu und weiter bildet sie in den Höhen die vorherrschende, häufig ausschließlich den Wald zusammensetzende Holzart. Aven Nelson[2] bezeichnet sie als die häufigste Föhrenart Wyomings, welche in einer Seehöhe von 6000 bis 9000 a. F. am besten gedeiht.

Ich habe diese Baumart unter allen von mir untersuchten Koniferen des Gebietes am eingehendsten in Bezug auf ihren Lichtgenuß und was damit zusammenhängt, studiert.

---

[1] In anderen Staaten Nordamerikas führt sie andere Namen, so in Montana White Pine, in Colorado Spruce Pine etc. Aven Nelson, Wyoming Experiment Station. Bulletin No. 40. The Trees of Wyoming p. 68.

[2] Nelson, l. c. p. 79.

Die Verzweigung des Baumes ist eine höchst einfache. 2 bis 3 *m* hohe Bäumchen weisen meist nur eine Zweigordnungszahl = 1 auf,[1] d. h. außer dem Hauptaste sind nur einfache Seitenzweige, also nur Nebenachsen der ersten Ordnung vorhanden. Bäume von 50 a. F. Höhe und darüber weisen höchstens eine Verzweigungszahl = 4 auf. In der Regel beträgt aber die Verzweigungszahl der Bäume 2 bis 3.

Bei dieser geringen Verzweigung kann es nicht wundernehmen, daß dieser Baum in verschiedenen Seehöhen (beobachtet zwischen 6400 bis 10.000 a. F.) in der Verzweigungsweise nichts Auffallendes darbietet. Während reicher verzweigte Bäume mit dem Vorrücken gegen den Pol oft auch mit steigender Seehöhe ihre Verzweigung stark vereinfachen,[2] ist eine solche Vereinfachung bei *Pinus Murrayana* auf zunehmender Seehöhe kaum bemerkbar.

Der Habitus der Bäume ist ein höchst auffälliger: diese Föhrenart hat einen pyramidenartigen Bau und nimmt besonders auf großer Seehöhe eine zypressenartige Form an, was, wie wir sehen werden, mit dem Lichtgenuß dieses Nadelbaumes im innigsten Zusammenhange steht.

Die Wuchsverhältnisse der Triebe sind stets derartig, daß eine schmale Pyramidenform des Baumes eingehalten wird. Die Seitensprosse streben nach aufwärts und, da sie häufig lang und dünn sind, so wird es begreiflich, daß sie nicht selten sich nach abwärts neigen. Es geschieht dies aber wieder in der Weise, daß der Kronenumfang dadurch nicht oder nur wenig vergrößert wird. Das so ungemein ausgesprochene Aufwärtsstreben der Seitenäste beruht entweder auf negativem Geotropismus oder auf Hyponastie. Diese Alternative könnte nur durch das Experiment entschieden werden. Tatsächlich habe ich folgendes beobachtet. An den infolge »toter Lastkrümmungen«[3] nach abwärts geneigten Seitenzweigen richten sich die wachsenden Zweigenden auf. Diese Aufrichtung erfolgt durch das Konvexwerden der morphologischen

---

[1] Über Zweigordnungszahlen, s. Wiesner, Photom. Unters., II. p. 677 ff.

[2] Phot. Unters., III. p. 417 bis 425.

[3] Wiesner, Studien über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. Diese Berichte, Bd. 111 (1902), p. 734 ff.

Unterseiten der nach abwärts gekrümmten Sprosse, was sowohl auf negativen Geotropismus als auf Hyponastie dieser Sprosse schließen läßt. Da indes die Zweige aufstreben, ohne jemals die vertikale Lage zu überschreiten, was ja bei starker Hyponastie mehr oder minder häufig eintreten müßte, so ist es wahrscheinlich, daß bei der Aufrichtung Geotropismus im Spiele ist. Diese Auffassung ist um so berechtigter, als an Seitenzweigen von Koniferen bisher wohl epinastisches niemals aber noch hyponastisches Längenwachstum beobachtet wurde.[1] Wie dem auch sei, sowohl das Abwärtshängen der Zweige als ihre Fähigkeit, sich vertikal aufzurichten, verhindert eine stärkere horizontale Ausbreitung der Krone und kommt der Einhaltung der Zypressenform zu gute. Diese Form ist oft ungemein ausgesprochen und man wäre häufig beim Anblick von der Ferne geneigt, *Pinus Murrayana* eher für eine Zypresse als für eine Föhre zu halten.

Selbst auf beträchtlichen Höhen behält *Pinus Murrayana* ihren Habitus und geht nicht in die Krummholzform über. Herr v. Portheim hat auf dem in der Nähe des Canõn sich erhebendem Mt. Washburne in einer Höhe von etwa 9000 a. F. diesen Baum in pyramidenförmiger Gestalt und nie in der Krummholzform gesehen.

Dennoch ist eine gewisse krummholzartige Ausbildung hin und wieder an dieser Konifere zu beobachten, nämlich gerade an den höchsten Exemplaren, wenn dieselben frei exponiert sind. Die Verzweigung geht dann bis auf den Grund und die tiefsten Zweige streben nicht wie die höher situierten empor, liegen vielmehr horizontal am Boden und nehmen einen krummholzartigen Habitus an.

An solchen freistehenden hohen Bäumen kann man häufig auch die Beobachtung machen, daß die Krone in zwei bis drei Etagen sich gliedert, wodurch die Einstrahlung schrägen Seitenlichtes in die Krone befördert wird. Es ist dies aber doch nur eine bei hohen Baumindividuen vorkommende und auch bei diesen nicht allgemeine Erscheinung; die Regel ist eine gewisse Gleichmäßigkeit im ganzen Bereiche der Krone.

---

[1] l. c. p. 771 ff.

Ich betone ausdrücklich: im ganzen Bereiche ihrer Krone. Ich betone dies, weil der Baum nur bei völlig freier Exposition seine Krone gleichmäßig entwickelt, bei einseitiger Beleuchtung aber nur an den Lichtseiten, was man am Waldrande stets sehen kann. Im Walde sehen wir die Krone klein, indem der Hauptstamm sich hoch hinauf »reinigt«, d. h. von den Seitenästen befreit.[1] All' dies hängt mit den Lichtverhältnissen dieser Baumart auf das innigste zusammen, wie ich gleich erörtern werde.

Der Anblick des pyramidenförmigen Aufbaues der *Pinus Murrayana* lehrt deutlich, daß sie gleich der echten Zypresse[2] sich hauptsächlich an das Vorderlicht angepaßt hat und nur relativ wenig vom Zenithlicht genießt. Die Zunahme der Lichtstärke mit der Seehöhe und insbesondere die Zunahme der Intensität der **direkten** Strahlung nötigen diesen Baum, sich auf den beträchtlichen Höhen, auf welchen er vorkommt, vor jenem besonders intensiven Lichte, welches von hochstehender Sonne kommt, zu schützen.

Wir haben also hier dieselbe Anpassung an die Lichtstärke vor uns wie bei der Zypresse. Beide wehren die intensiven Strahlen der hochstehenden Sonne ab; aber während die Zypresse sich gegen die südliche Sonne wehrt, muß sich *Pinus Murrayana* gegen die infolge der großen Seehöhe gesteigerte Strahlung zur Wehr setzen.

Ich habe zahlreiche Lichtgenußbestimmungen an diesem Baume vorgenommen. Vor allem ist leicht ersichtlich, daß das Lichtgenußmaximum = 1 ist. Es scheint dies auch das Lichtgenußoptimum zu sein, denn die schönsten üppigsten Bäume habe ich nur auf völlig freiem Standort gesehen. Wie ungemein lichtbedürftig der Baum ist, sieht man an der Änderung seines Habitus bei ungleichseitiger Beleuchtung.

---

[1] Eine gute Abbildung des Innern eines aus der »Lodgepole pin« gebildeten Waldes mit seinen weit hinauf kahlen Schäften findet sich bei Nelson, l. c. Fig. VIII.

[2] Phot. Unters. III. 428 ff.

Ich habe dies schon früher berührt. Bei starkem Vorder- und schwachem Hinterlichte, selbst häufig schon am Waldrande, bildet der Baum nur etwa die halbe Krone aus, entwickelt nämlich die Zweige fast nur an der Lichtseite. Im geschlossenen Walde ist an hohen Bäumen die Krone nur deshalb so klein, weil das dort so starke Zenithlicht gegen die Tiefe der Krone zur Erhaltung des Lebens der Blätter unzureichend wird und das seitliche Licht daselbst gleichfalls nicht ausreicht, den Zweigen die zum Lebensunterhalte erforderliche Lichtmenge zuzuführen. All dies deutet schon auf ein sehr hohes Minimum hin.

Das Minimum ist in der Tat sehr hoch gelegen. Ich fand dasselbe immer in der Nähe von $\frac{1}{6}$. *Pinus Murrayana* gehört somit zu den lichtbedürftigsten Bäumen, die man kennt, und wird nach den bisher vorliegenden Untersuchungen in dieser Beziehung unter den Koniferen nur von der Lärche (*Larix decidua* Mill.) übertroffen.[1]

Der angeführte Näherungswert des Minimums bezieht sich auf relativen Lichtgenuß, d. h. zum Gedeihen dieses Baumes ist beiläufig der sechste Teil des gesamten Himmelslichtes erforderlich. Sinkt die dem Baume sich darbietende Lichtstärke unter $\frac{1}{6}$ des Tageslichtes, so kann er nicht mehr gedeihen; wo im Bereiche des Waldes die Lichtstärke unter diesen Wert sinkt, muß die Krone absterben oder kann sich nicht weiter entwickeln.

Es ist mir an diesem Baume aufgefallen, daß an großen freistehenden Bäumen die Minima niedriger gelegen sind als an kleinen im Waldschlusse auftretenden Individuen. Es sinken da die Minima bis auf $\frac{1}{8}$, ja selbst bis auf $\frac{1}{10}$. Ich habe die gleiche Erfahrung früher schon auch an anderen Baumarten gemacht, z. B. an der Buche, welche als üppig gedeihender, freistehender Gartenbaum mit einer kleineren Lichtmenge auskommt als ein im Waldesschluß stehender Baum.[1]

---

[1] Phot. Unters. II. p. 657.

Ziehe ich aber die kleinsten Werte in Betracht, welche ich für das Lichtminimum erhalten habe, so finde ich, daß die relativen Minima auf größeren Seehöhen nicht mehr zunehmen, vielmehr entweder konstant bleiben oder sogar abnehmen.

Was zunächst das Konstantwerden des Minimums bei steigender Seehöhe anlangt, so lehrt eben diese Beobachtung, daß der absolute Lichtgenuß mit der Seehöhe dennoch zunehmen muß, da ja die Lichtstärke mit der Seehöhe zunimmt.

Aber gerade auf den größten Höhen beobachtete ich, daß die relativen Minima etwas gesunken waren (von $\frac{1}{6}$ bei 6400 Fuß auf $\frac{1}{6 \cdot 4}$ ja sogar auf $\frac{1}{6 \cdot 9}$ bei 8500 Fuß). Als ich den Lichtgenuß im absoluten Maße ausdrückte, ergab sich, daß die Lichtintensitätswerte (auf mittägliche Lichtstärke um S_4 und B_0[1] bezogen) trotz sinkender relativer Lichtintensität nahezu konstant geblieben waren, nämlich dem Werte 0·255 sich näherten.

Aus dieser Beobachtung folgt, daß das **relative** Lichtgenußminimum, von *Pinus Murrayana* mit der Seehöhe — innerhalb der Regionen des normalen Gedeihens dieses Baumes — nicht steigt, vielmehr entweder konstant bleibt oder sogar etwas sinkt, daß aber das **absolute** Lichtgenußminimum mit zunehmender Seehöhe einem konstanten Werte sich nähert.

Dieses Resultat scheint mir sehr bemerkenswert, weil es zeigt, daß bei dem Aufstieg eines Gewächses in höhere Regionen doch nicht genau dieselben Änderungen des Lichtgenusses sich einstellen, wie bei dem Vorrücken eines Gewächses gegen die Pole zu. Nach den früher von mir veröffentlichten Beobachtungen nimmt sowohl der relative als auch der absolute Lichtgenuß eines Gewächses mit der Zunahme der geographischen Breite des Standortes zu, während bei *Pinus Murrayana* der absolute Lichtgenuß in größeren Höhen immer mehr und mehr einem konstanten Werte sich nähert. Die Wahrnehmung, daß auf großer Seehöhe die relativen Minima des

[1] Photom. Unters. II. p. 657.

Lichtgenusses kleiner werden, lehren deutlich, daß *Pinus Murrayana* einen Teil des dargebotenen Lichtes, der von dem Baume sonst ausgewertet wird, sich nicht mehr zu nutze macht. Es steht dies, wie ich glaube, im Zusammenhange mit dem Habitus der Pflanze, welcher ja danach angetan ist, das stärkste Licht abzuwehren.

Gerade die Studien über den Lichtgenuß von *Pinus Murrayana* geben gleich den oben für kraut- und staudenartige Gewächse mitgeteilten Daten einen Fingerzeig, wodurch die arktische Pflanze von der Höhenpflanze in Bezug auf die Ausnützung des Lichtes sich unterscheidet. Die erstere sucht mit dem Vorrücken gegen den Pol immer mehr und mehr von dem Gesamtlichte zu gewinnen. Dies tut die über die Meeresfläche sich erhebende Pflanze nur bis zu einer bestimmten Grenze; von hier an wird ihr relativer Lichtgenuß konstant, ja sogar kleiner, ihr absoluter aber nähert sich einem konstanten Werte oder erreicht denselben sogar.

2. Pinus flexilis James.

Dieser Föhre begegnete ich sehr häufig in der Umgebung von Mammoth Hot Springs. Auf beträchtlich größerer Seehöhe wurde sie von Herrn v. Portheim auf Mt. Washburne beobachtet. Sie ist ebenso gut charakterisiert durch ihre verhältnismäßig großen Zapfen wie durch die Biegsamkeit der jüngeren Zweige, daher auch ihr Speziesname und der Trivialname »Limber Pine«.[1]) Auch durch ihre langen in Büscheln zu fünf angeordneten Nadeln unterscheidet sie sich auffälligst von *Pinus Murrayana*, welche nur kurze Nadeln besitzt, welche an den Kurztrieben zu zweien sich vorfinden.

Die Verzweigungszahl beträgt bei kleinen Bäumen 3, bei mitteren 3 bis 4, aber bei völlig ausgewachsenen Bäumen 4 bis 5. Sie ist also im Vergleiche zu *Pinus Murrayana* reicher verzweigt.

Was den Habitus des Baumes anlangt, so ist seine Tendenz zu pyramidenförmigem Aufbaue schon auf der Höhe

---

[1] Nelson, l. c. p. 77.

von Mammoth Hot Springs deutlich ausgesprochen. Aber erst auf großen Höhen tritt die zypressenförmige Gestalt mit größerer Deutlichkeit hervor. Herr v. Portheim hat auf dem Mt. Washburne in einer Höhe von zirka 9000 a. F. eingesprengte Individuen von *Pinus flexilis* gesehen. Wenn auch der Baumkörper dort nicht jene Schlankheit erreicht wie *Pinus Murrayana*, so gemahnt nach v. Portheim's Beobachtungen die Gestalt der ersteren doch an die Zypressenform. *Pinus flexilis* besitzt auch dieselben Mittel, um die Krone schmal zu erhalten wie die letztere, indem auch ihre Astenden vertikal aufstreben, auch wenn die Seitenäste nach abwärts hängen. Die biologische Bedeutung der Zypressenform ist bei *Pinus flexilis* selbstverständlich dieselbe wie die schon früher erörterte, auf *Pinus Murrayana* bezughabende.

Lichtgenuß. Stets ist das Maximum des Lichtgenusses $= 1$. In der Umgebung von Mammoth Hot Springs habe ich an jüngeren Bäumen ein relatives Lichtgenußminimum $= \frac{1}{8}$ bis $\frac{1}{9}$ gefunden. Bei sehr jungen nur wenige Meter hohen Bäumchen ist das Minimum noch niederer. An hohen Bäumen sinkt hier das Minimum nach meinen Beobachtungen auf $\frac{1}{9}$ bis $\frac{1}{11}$.

Herr v. Portheim hat auf dem Mt. Washburne in der schon angegebenen Seehöhe eigentlich dieselben Werte des relativen Lichtgenußminimums beobachtet, an herangewachsenen Bäumen sogar $\frac{1}{11}$ bis $\frac{1}{13}$, d. h. ein etwas kleineres relatives Minimum, als ich in viel geringerer Seehöhe feststellte. Es ist dieselbe Erscheinung wie die, welche ich auf verschiedenen Höhen bei *Pinus Murrayana* wahrgenommen habe. Das relative Minimum des Lichtgenusses bleibt mit zunehmender Seehöhe konstant oder sinkt sogar.

Leider haben die am Mt. Washburne nur durch kurze Zeit durchgeführten Lichtmessunngen es nicht erlaubt, einen genauen Vergleich mit dem in Mammoth Hot Springs gemachten anzustellen; aber die größere Lichtstärke (bei gleicher Sonnenhöhe

und unbedecktem Himmel) auf Mt. Washburne wurde zweifellos festgestellt. Es ist deshalb in hohem Grade wahrscheinlich, daß auch *Pinus flexilis* mit steigender Seehöhe einem konstanten absoluten Lichtgenuß zustrebt.

3. **Picea pungens** Engelm.

Diese charakteristische Konifere, welche man so häufig in unseren Gärten und Anlagen findet, wo sie durch die blaugraue Benadelung auffällt, ist in den Rocky Mountains weit verbreitet, aber sie bildet niemals geschlossene Wälder, sondern erscheint nur im Walde eingesprengt oder zu kleinen Gruppen vereinigt.

Auch in den Wäldern des Yellowstonegebietes ist sie nicht selten zu finden, aber auch hier erscheint sie zumeist vereinzelt, sticht aber dort durch die blaugraue Färbung ihrer Krone stark ab gegen die sie begleitenden Bäume. Sie wird in Nordamerika, wo sie sehr häufig wie bei uns in Gärten gezogen wird, allgemein »Blue Spruce« genannt.

Im Gesamtgebiete der Rocky Mountains erscheint sie zumeist in mittleren Höhen, steigt aber doch bis auf 9000 a. F., wo sie indes nur mehr selten gefunden wird. Sie bevorzugt feuchten Boden.[1]

Das Maximum des Lichtgenusses dieses Baumes ist = 1. Das Minimum sinkt aber bei diesem Baume so tief wie bei keiner anderen Konifere des besuchten Gebietes. Wegen des sehr zerstreuten Vorkommens hatte ich nicht Gelegenheit, das Minimum des Lichtgenusses genau zu ermitteln. Es liegt aber sichtlich viel tiefer als bei allen von mir untersuchten Koniferen des Yellowstoneparks. In der Nähe der Canõns und auf dem Wege nach Old Faithful, jedesmal in der Höhe von beiläufig 8000 a. F., fand ich an großen Bäumen das relative Minimum des Lichtgenusses $\frac{1}{60}$ bis $\frac{1}{62}$. Auf solchen Höhen hatte der Baum einen zypressenartigen Habitus, während er bei mittlerer Elevation mir im Aufbaue unseren Tannen am meisten zu ähneln schien.

[1] Nelson, l. c. p. 83.

In den Gärten von Salt Lake City (auf einer Seehöhe unter 4000 a. F.) habe ich diesen Baum oft gesehen und auch dort das Minimum bestimmt. Die erhaltenen Werte (ermittelt am 8. und 9. September, während die Beobachtungen im Yellowstonegebiete 8 bis 10 Tage früher angestellt wurden) schwanken zwischen $\frac{1}{64}$ bis $\frac{1}{70}$. Jedenfalls liegt bei 8000 a. F. das relative Minimum höher als bei 4000 a. F. Aber der Unterschied ist, wie man sieht, kein großer. Auf Mittagsintensität und klaren Himmel bezogen, betrug das Minimum in Salt Lake City 0·018 bis 0·020, bei Old Faithful 0·021 bis 0·023. Aus diesen Zahlen ist zu entnehmen, daß auch das absolute Lichtgenußminimum bei *Picea pungens* von 4000 auf 8000 a. F. steigt, aber in sehr geringem Grade, und sich einem konstanten Werte zu nähern scheint. In unseren Gärten ist das relative und absolute Minimum so tief $\left(\text{unter } \frac{1}{90}\right)$, daß es nach meiner Methode nicht mehr mit Sicherheit bestimmt werden kann.

Jedenfalls lehren die Beobachtungen, daß *Picea pungens* ein Baum ist, welcher sich auf einen sehr geringen Lichtgenuß einzurichten vermag. Die spärlichen Beobachtungen über die Änderung des Lichtgenusses mit der Seehöhe widersprechen nicht jenen Wahrnehmungen, welche ich in dieser Beziehung bei den beiden oben vorgeführten Koniferen gemacht habe, und scheinen eher mit denselben im Einklang zu stehen.

4. **Pseudotsuga Douglasii** Engelm.

Dieser Baum, die Douglasfichte, ist in Nordamerika sehr verbreitet, insbesondere im westlichen Nordamerika, wo er zwischen dem 34. und 52.° n. Br. teils reine Wälder bildet, teils mit anderen Holzarten gemengt vorkommt, so besonders häufig mit *Larix occidentalis* Nutt., und mit *Pinus ponderosa* Dougl. In der weiteren Umgebung von Mammoth Hot Springs, wo ich diesen Baum zu beobachten Gelegenheit hatte, fand ich

ihn zumeist neben *Pinus flexilis*. In Wyoming reicht dieser Baum bis auf eine Höhe von 10.000 a. F.[1]

Im Habitus ähnelt er unserer Fichte, mit der er manches andere gemein hat, unter anderem die große Variabilität. Man unterscheidet zahlreiche Formen, welche auf zwei Typen zurückgeführt werden, nämlich auf *Pseudotsuga Douglasii* var. *glauca* und *macrocarpa*, erstere mit stark bereiften Nadeln, letztere wenig oder unbereift, mit relativ sehr großen Zapfen Letztere scheint auf das südliche Kalifornien beschränkt. Im übrigen Verbreitungsbezirk finden sich nur Unterformen der Varietät *glauca*.

Im Yellowstonegebiete kommt nur die Varietät *glauca* vor, welche Nelson als *Pseudotsuga taxifolia* (Lem.) Britt. beschreibt.[2]

Die Douglasfichte erreicht in der Umgebung von Mammoth Hot Springs eine ziemliche Höhe, bis 50 und 60 a. F.; innerhalb des Staates Wyoming geht aber die Höhe des Baumes bis auf 100 a. F.

Der Habitus der im Yellowstonegebiete beobachteten Douglasfichte ist fichtenartig, doch, wie ich glaube, im ganzen gestreckter. An herangewachsenen Bäumen geht die Zweigordnungszahl bis 5, beträgt aber zumeist 3 bis 4. An jüngeren Bäumen beobachtete man aber doch in der Regel nur den Wert 2 bis 3. Das Maximum des Lichtgenusses ist = 1. Da der Schaft ziemlich hoch hinauf sich reinigt, so ist bei älteren Bäumen die Bestimmung des Lichtgenußminimums häufig nicht ausführbar. An 16 bis 20 *m* hohen Bäumen war es mir nur ein einziges Mal möglich, eine genaue Bestimmung auszuführen. Ich erhielt den Wert $\frac{1}{20}$. Hingegen konnte ich häufig die Intensität des Schattenlichtes mit der gesamten Lichtstärke des Himmels vergleichen. Ich erhielt, in der Mitte der Kronenbasis gemessen, 1 *m* unterhalb derselben, den Wert $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{6}$, Werte, die begreiflicherweise viel höher als das

---

[1] Nelson, l. c. p. 85.

[2] l. c. p. 85.

Lichtgenußminimum gelegen sind. Wo ich den Grund der Krone an solchen Bäumen erreichen konnte, betrug das Schattenlicht $\frac{1}{11}$ bis $\frac{1}{13}$, Werte, welche dem Minimum schon mehr genähert sind. An jüngeren Bäumen sind die Minima bedeutend höher. So fand ich bei Bäumen von 7 bis 8 *m* Höhe die Minima $= \frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{7}$.

Leider war ich nicht in der Lage, die Lichtminima in weit auseinanderliegenden Seehöhen zu ermitteln, da ich zu den Bestimmungen geeignete Bäume nur in der weiten Umgebung von Mammoth Hot Springs auffinden konnte. Zumeist waren die gereinigten Schaftteile großer Bäume, und um diese hat es sich ja hauptsächlich gehandelt, wenn das wahre Minimum ermittelt werden sollte, zu hoch, als daß ich bei der mir zu Gebote gestandenen Ausrüstung eine Bestimmung hätte machen können.

Meine in den letzten Tagen des August in einer Seehöhe von 5500 bis 6000 a. F. ausgeführten Messungen ergaben für den Lichtgenuß der ausgewachsenen Douglasfichte 1 bis $\frac{1}{20}$.

5. **Juniperus virginiana** L.

In der näheren und weiteren Umgebung von Mammoth Hot Springs habe ich zahlreiche Bäume dieser Wachholderart gesehen. Diese Bäume erreichten oft eine Höhe von 10 *m* und einen Stammdurchmesser von 0·5 *m*. Durch ihre breite Krone unterschieden sie sich von den in die Höhe strebenden Kronen von *Pinus flexilis, P. Murrayana, Picea pungens* und *Pseudotsuga taxifolia*. All die letztgenannten Koniferen sind Vorderlichtbäume, während sich unsere Wachholderbäume als Oberlichtbäume schon durch ihre Gestalt offenbarten. Selbst an völlig freistehenden Bäumen reinigt der Stamm sich hoch hinauf, was bei freistehenden Vorderlichtbäumen nicht vorkommt. Die Zweigordnungszahl reichte bis auf 6, betrug aber an ausgewachsenen Bäumen gewöhnlich 4 bis 5.

Was den Lichtgenuß anbelangt, so ist dieser Baum als sehr lichtbedürftig zu bezeichnen; er kommt dementsprechend zumeist auch frei exponiert vor, einem Lichtgenuß = 1 ausgesetzt. Im Innern der Krone fand ich ein Sinken des Lichtgenusses bis auf $\frac{1}{5}$, sogar bis $\frac{1}{7}$. Es fiel mir auf, daß einzelne mit stark grau bereiftem Laube versehene Bäume ein niedrigeres Minimum aufwiesen, welches bis zu $\frac{1}{10}$ reichte.

6. **Juniperus nana** Willd.

Diese strauchartige Wachholderart ist bekanntlich weit verbreitet, kommt in Europa, im nördlichen Afrika, in Asien und Nordamerika vor. Ich habe sie im Yellowstonegebiete in Höhen von 6000 bis 8000 a. F. häufig gesehen. Auf sonnigen Standorten sowohl als im lichten Schatten der Wälder (insbesondere unter *Pinus Murrayana*) bildet sie einen kleinen am Boden liegenden Strauch, ist also, gleich dem früher genannten baumartigen Wachholder, auf Oberlicht angewiesen. Sie geht in dem beobachteten Gebiete in den Schatten des Waldes mit *Lupinus parviflorus*, aber auch noch tiefer mit (blühender) *Achillea Millefolium*, indes ist sie auch noch an schattigen Standorten zu finden, wo man *Lupinus parviflorus* nicht mehr begegnet und wo *Achillea Millefolium* nicht mehr blüht. Tatsächlich wurde ihr Lichtgenuß noch kleiner gefunden, nämlich $\frac{1}{9}$ bis $\frac{1}{9 \cdot 6}$. Innerhalb der Regionen, welche in dem durchreisten Gebiete ihren Standort bilden (6000 bis 8000 a. F.), habe ich das relative Minimum des Lichtgenusses nahezu konstant gefunden, woraus sich ergibt, daß das absolute Minimum mit der Seehöhe eine Steigerung erfährt. Leider reichten meine Beobachtungen nicht aus, um zu konstatieren, ob der absolute Lichtgenuß der Sträucher in großer Seehöhe einen konstanten Wert erreicht oder einem solchen sich nähert.

7. **Acer glabrum** Torr.

In der Nähe von Mammoth Hot Springs beobachtet. Der Lichtgenuß betrug 1 bis $\frac{1}{30}$. Die tiefer in der Laubmasse befind-

lichen Blätter hatten einen entschieden euphotometrischen Charakter angenommen.

8. Acer dasycarpum Ehrh.

Ich habe diesen Baum in der Nähe der Niagarafälle beobachtet. Aus oben angeführten Gründen konnte ich eine genaue Minimumbestimmung nicht vornehmen. Die damals vorgenommene Schätzung ergab $\frac{1}{35}$ bis $\frac{1}{40}$. Da der Baum auch auf freiem Standorte vorkommt, so ist der Lichtgenuß $= 1$ bis $\frac{1}{35}$ bis $\frac{1}{40}$.

Ich habe später diesen Baum bei Pocatello im Staate Idaho beobachtet. Es war dies auf der Rückfahrt aus dem Yellowstonegebiete zwischen Monida und Salt Lake City. Pocatello liegt in einer Seehöhe von mehr als 4000 a. F. Ich fand den relativen Lichtgenuß des Baumes hier (am 7. September) $= 1$ bis $\frac{1}{25}$.

Aus beiden Daten ergibt sich, daß der relative Lichtgenuß dieses Baumes mit der Seehöhe, und zwar in sehr auffälligem Maße steigt. Ich bemerke hiezu noch, daß der Breitenunterschied zwischen Niagarafalls und Pocatello nur ein geringer ist; erstere liegen etwa noch um einen Grad nördlicher als letzterer Ort.

Leider hatte ich nicht Gelegenheit, diesen Baum in noch größeren Höhen zu beobachten. Es ist aber der Lichtintensitätsunterschied zwischen Niagarafalls und Pocatello (mit Bezug auf gleiche Sonnenhöhe und unbedeckten Himmel) doch derart, daß sich aus den beobachteten Minimis wenigstens das eine mit Sicherheit ableiten läßt, daß auch der absolute Lichtgenuß des Baumes bis zu einer Seehöhe von 4000 a. F. zunimmt.

9.—12. Populus sp.

Nordamerika ist bekanntlich reich an Pappeln. In Weyoming kommen nach Nelson[1] folgende Pappelarten vor: *Populus angustifolia* James (Narrowleaf Cottonwood), *P. accuminata*

---

[1] L. c., p. 91 bis 95.

Rydb. (Lanceleaf Cottonwood), *P. deltoides* Marsh. (Cottonwood), (= *carolinenis* Moench = *monilifera* Ait. = *angulata* Ait.), *P. balsamifera* L. (Balm of Gilead) und *P. tremuloides* Michx. (Aspen) (= *tremuliformis* Em.).

Ich habe alle diese Arten im Yellowstonegebiete angetroffen und außerdem die ursprünglich nur in Europa und Asien einheimische *P. alba* L. und *P. pyramidalis* Roz., welche letztere bekanntlich vielfach nur als Varietät unserer Schwarzpappel (*P. nigra* L.) betrachtet wird. Ich konnte der floristischen, auf Nordamerika Bezug nehmenden Literatur nicht entnehmen, ob all die so häufig vorkommenden pyramidenförmig aufgebauten Pappeln auf *P. pyramidalis* (= *P. dilatata* Ait.) zurückzuführen sind.

Meine die Gattung *Populus* betreffenden Lichtmessungen sind sehr unbefriedigend ausgefallen, da ich häufig wegen der Höhe der Kronenbasis keine genauen Minimumbestimmungen vornehmen konnte. Ich habe zudem den Eindruck bekommen, daß die Arten sehr variieren, was sich unter anderem in den oft sehr ungleichen Werten der Minima aussprach.

Unsere *Populus alba* habe ich im Yellowstonegebiete und sonst auch oft in Nordamerika gesehen. Im ersteren fiel es mir auf, daß die Silberpappel hier in einer kleinblättrigen Form vorkommt. Aber auch weiter südwestlich an der Grenze von Idaho und Utah, z. B. zwischen Pocatello und Ogden (also auch noch in beträchtlicher Seehöhe [von zirka 4000 a. F.]) sah ich diese kleinblättrige Form der Silberpappel. Ich habe an verschiedenen Punkten auf einer Höhe von 3000 bis 4000 a. F. den Lichtgenuß dieser Form bestimmt und fand als Maximum 1, als Minimum $\frac{1}{8}$ bis $\frac{1}{10}$. Indes habe ich in anderen Gebieten, z. B. in Ilinois, auch unsere Form der *P. alba* angetroffen, wo sie in einer Seehöhe von 500 bis 800 a. F. reichlich auftritt. In Wien beobachtete ich ein Lichtgenußminimum von $\frac{1}{15}$. Die von mir angestellten Beobachtungen stimmen mit der sonst von mir beobachteten Regel überein, daß wenigstens bis zu einer bestimmten Seehöhe das Lichtgenußminimum steigt.

Sehr häufig sah ich *Populus tremuloides*, aber in sehr verschiedener Ausbildung, so z. B. in Dvelle (am westlichen Ausgang des Yellowstoneparkes) und Monida relativ dicht beblättert, weniger reichlich in Billings oder noch höher am Yellowstone River hinauf, z. B. in Mammoth Hot Springs. An den dichter beblätterten Bäumen sank das Minimum bis auf $\frac{1}{10}$ bis $\frac{1}{12}$, während ich auf den Höhen von Mammoth Hot Springs ein Minimum von $\frac{1}{4 \cdot 2}$ bis $\frac{1}{6}$ beobachtete. Auch diese Beobachtungen entsprechen der von mir festgestellten Relation, nämlich der Steigerung des relativen Lichtgenußminimums mit der Seehöhe (bis zu einer bestimmten Grenze). Die eben genannten Minima $\frac{1}{4 \cdot 2}$ und $\frac{1}{6}$ beziehen sich auf Bäume, welche bei etwa gleicher Seehöhe auf ungleichartigem Boden standen. Das höhere Minimum $\left(\frac{1}{4 \cdot 2}\right)$ bezieht sich auf trockenen, das niedere auf feuchten Standort. Die starke Erhöhung des Minimums in Mammoth Hot Springs dürfte indes unter Mitwirkung des Hitzelaubfalls (siehe unten) zu stande gekommen sein, den ich ja dort auch faktisch an *P. tremuloides* festgestellt habe.

Populus accuminata. Am Waldrande bei Livingstone und zwar am Yellowstone River fand ich als relatives Minimum an vollkommen herangewachsenen Bäumen $\frac{1}{8}$ bis $\frac{1}{9 \cdot 1}$.

Populus deltoides. In Colorado Springs fand ich den relativen Lichtgenuß dieses Baumes $=$ 1 bis $\frac{1}{14}$, in Billings hingegen 1 bis $\frac{1}{9}$. Ich muß hier hinzufügen, daß ich in Wien eine als *Populus monilifera* bestimmte Pappel auf ihren Lichtgenuß geprüft habe und denselben $=$ 1 bis $\frac{1}{6}$ fand. Nun wird *P. monilifera* mit *P. deltoides* identifiziert. Nach allen meinen sonstigen Lichtgenußbestimmungen müßte der für Wien gefundene Wert im Vergleiche zu den eben genannten Werten der nordamerikanischen Bäume kleiner sein. Ich kann die Vermutung

nicht unterdrücken, daß unter den Formen der *P. deltoides* Bäume von verschiedenem Lichtgenuß auftreten. Es könnte indes auch sein, daß der Standort (siehe oben S. 116 bezüglich der Buche) hier mehr als sonst auf den Lichtgenuß einwirkt.

Populus balsamea. In Colorado Springs. $L = 1$ bis $\frac{1}{16}$.

Populus pyramidalis. Herr v. Portheim hat den Lichtgenuß dieses Baumes in der Umgebung von Salt Lake City bestimmt und die Werte 1 bis $\frac{1}{21}$ beobachtet. Ob alle nordamerikanischen Bäume, welche den zypressenartigen Habitus unserer *P. pyramidalis* besitzen, mit unserer europäischen Art identisch sind, welche, wie schon bemerkt, nur eine Form der *P. nigra* repräsentieren soll, muß ich unentschieden lassen; aus der floristischen, auf Nordamerika bezugnehmenden Literatur konnte ich diesbezüglich nichts entnehmen. Ich habe aber auf meiner Reise durch Nordamerika die Beobachtung gemacht, daß viele von mir gesehene Pappeln — ich glaube, daß sie zumeist dem Formenkreis der *Deltoides* angehörten — mehr oder minder die Tendenz zu zypressenartigem Habitus zeigten, namentlich in erheblichen Höhen (so z. B. in der Umgebung von Denwer in einer Seehöhe von zirka 4500 bis 5000 a. F.). Indes sind mir auch auf geringen Seehöhen in Virginien zahllose Pappeln aufgefallen, welche einen Übergang von der abgerundeten Kronenform zur Zypressenform darboten.

Das Laub aller von mir beobachteten amerikanischen Pappeln habe ich panphotometrisch gefunden.

13. **Betula occidentalis** Hook.

Ich habe diese Birkenart (Western Birch) in der Umgebung von Mammoth Hot Springs genauer untersucht. Ich bestimmte dort ihre Zweigordnungszahl, welche bis 4 reichte. An normal aussehenden Büschen oder Bäumen konstatierte ich einen relativen Lichtgenuß $= 1$ bis $\frac{1}{14}$. In einzelnen Fällen, auf feuchtem Untergrund sinkt das Lichtgenußminimum auch auf kleinere Werte. In einem Falle konstatierte ich sogar $L_{\min} = \frac{1}{20}$.

Doch kamen an trockenen Standorten auch Minima zur Beobachtung, welche über $\frac{1}{14}$ lagen. Dieselben wurden aber nur an stark besonnten Stellen beobachtet, wo infolge Hitzelaubfalles (siehe unten) eine Reduktion des Laubes sich einstellte, welche das relativ höhere Minimum zur Folge hatte.

14. **Symphoricarpus oreophilus** Gray.[1]

Ich habe diesen Strauch bei Mammoth Hot Springs oft gesehen. Der Lichtgenuß betrug 1 bis $\frac{1}{20}$. Ich fand dort kleinblättrige und großblättrige Formen. Der Lichtgenuß der ersteren ist ein sehr hoher, nämlich 1 bis $\frac{1}{3}$; bei der letzten reicht das Minimum bis $\frac{1}{20}$. Ich habe auch an ein und demselben Strauche in der Peripherie kleine, in der Tiefe des Laubes große Blätter angetroffen. Es hängt aber die Blattgröße von dem Lichtgenusse ab und es ist kaum zu bezweifeln, daß beim Überschreiten eines bestimmten Optimums die Blattgröße abnimmt. Ich habe ähnliche Verhältnisse früher schon auf experimentellem Wege bei anderen Pflanzen beobachtet.[2] Die kleinen Blätter (man könnte sie nach der geläufigen Terminologie als Sonnenblätter bezeichnen) waren panphotometrisch, die großen hingegen euphotometrisch.

15. **Shepherdia argentea** Nutt.

Diese Elaeagnusart (*E. argentea* Pursh. = *Leptargyreia argentea* Green.) fand ich in den Auen am Yellowstone River bei Livingstone in zahlreichen Individuen. Bäume und Sträucher, welche mit Früchten besetzt waren, hatten einen Lichtgenuß = 1 bis $\frac{1}{14}$. Unfruchtbare, aber gut belaubte Sträucher sah ich

---

[1] Nach Bestimmung des Herrn Prof. Trelease.

[2] Phot. Unters. I, 230.

im Schatten von *Populus accuminata* bei einem tiefer gelegenen Minimum. Das Schattenlicht hatte im Vergleich zur Intensität des gesamten Tageslichtes eine Stärke, welche bis auf $\frac{1}{9}$ abgeschwächt war. In diesem Schatten fand ich, aber gleichfalls in nicht blühendem Zustande, jene Aster (und zwar die oben genannte Art, welche blühend bloß bis zu $L = \frac{1}{3}$ vorkommt), *Achillea Millefolium*, eine Solidagoart, endlich noch *Streptopus amplexifolius* DC. in Früchten, welche Pflanze also zur Zeit, als die Pappeln schon belaubt waren, in Blüte stand. Auch eine Rosenart, welche ich mit Früchten besetzt bei einem Lichtgenuß $= 1$ bis $\frac{1}{6}$ beobachtete, fand ich im Schatten der Pappeln, aber ohne Frucht.

16. Vaccinium myrtillus var. microphylla.

Oft und in zahlreichen Exemplaren fand ich diesen kleinen Strauch im Yellowstonegebiete. Meine auf denselben Bezug nehmenden Lichtgenußbestimmungen sind aber sehr unvollkommen. Ich kann aus meinen Aufzeichnungen nur anführen, daß ich diesen kleinen Strauch am 3. September in der Höhe von Thumb bay im Schatten des Waldes so weit verfolgte, bis er zu verkümmern begann, also das Minimum des Lichtgenusses aufsuchte, welches ich $= \frac{1}{16 \cdot 6}$ gefunden habe.

17. Vitis cordifolia als Liane auf Acer dasycarpum.

In der Umgebung der Niagarafälle, im Walde und an den Waldrändern hatte ich Gelegenheit, verschiedene auf Ahornen kletternde *Vitis*-Arten zu beobachten. Die Ahorne waren mithin die Stützbäume, auf welchen die wilden Weinstockarten emporkletterten, also, in der nun herrschend gewordenen Terminologie ausgedrückt, als Lianen lebten.

Ich habe die sich mir darbietende Gelegenheit benützt, um, so gut dies bei dem kurzen nur eintägigen Aufenthalte an den Niagarafällen und bei den unvollkommenen Mitteln, welche mir

auf der Durchreise zu Gebote standen, möglich war, die Lichtverhältnisse der Stützbäume und der mit denselben verbundenen Lianen zu ermitteln.

Die Bedeutung des Lichtes für die Lianen ist von allen neueren, mit dem Studium dieser merkwürdigen Gewächse beschäftigt gewesenen Forschern stets besonders betont worden, so von Ch. Darwin, welcher in seinem Werke über Kletterpflanzen in den Schlußbemerkungen sagt: »Pflanzen werden Kletterer, damit sie, wie vermutet werden kann, das Licht erreichen und eine große Fläche der Einwirkung des Lichtes und der freien Luft aussetzen können. Dies wird von der Kletterpflanze mit wunderbar geringem Aufwande an organischer Substanz bewerkstelligt, wenn man sie mit Bäumen vergleicht, welche eine Last schwerer Äste auf einem massiven Stamme zu tragen haben.»[1] Ähnlich hebt auch Schenck in seinem bekannten den Kletterpflanzen gewidmeten Werke die Beziehungen der Lianen zum Lichte hervor, indem er sagt: »Der Vorteil, den die kletternde Lebensweise für eine Pflanze mit sich bringt, besteht darin, mit möglichst wenig Aufwand an Materiale rasch zum Lichte im Kampfe mit den übrigen Gewächsen einer dichten Vegetation emporzugelangen, und alle besonderen Eigentümlichkeiten in der Lebensgeschichte der Lianen lassen sich auf diesen Hauptzweck zurückführen.«[2]

Etwas genauer beobachtete ich einige Exemplare von *Acer dasycarpum* Ehrh.,[3] auf welcher *Vitis cordifolia* Lam.[4] kletterte. Diese Bäume hatten einen Kronendurchmesser von 3 bis 4 *m*. Die Krone dieser Bäume war von der Liane zum

---

[1] Ch. Darwin's gesammelte Werke. Aus dem Englischen. Carus, Bd. IX, Kletternde Pflanzen, p. 144.

[2] H. Schenk, Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. I. Teil. Jena 1892, p. 11.

[3] Kommt wild wachsend in Buffalo (und weiterer Umgebung) vor. David F. Day, The Plants of Buffalo and its Vicinity. Bull. of the Buffalo Soc. of nat. sc. 1882, No. 3, p. 91. Daselbst werden von dort vorkommenden Ahornen außer der genannten Art noch folgende Spezies angegeben: *A. Pensylvanicum* L, *spicatum* Lam., *saccharinum* Wang. und *rubrum* L.

[4] D. F. Day, l. c. p. 90, nennt außer *Vitis cordifolia* noch folgende in Buffalo und Umgebung vorkommende Arten von *Vitis: labrusca* L. und *aestivalis* Michx.

geringen Teile durchwachsen, zum großen Teile bedeckt. Hier trat jene Erscheinung klar zu Tage, welche ich schon oben (S. 111) bei Besprechung der Einschränkung des Lichtgenusses der Pflanzen berührt habe und welche darin besteht, daß ein Epiphyt oder eine Liane dem Stützbaum Licht entzieht. Die Wirkung ist zwar eine gegenseitige, d. h. es entzieht der Epiphyt, beziehungsweise die Liane dem Stützbaume Licht und vice versa. In unserem Falle aber lehrte die Beobachtung höchst auffällig, daß die Liane im Kampfe um Licht im Vorteile gegenüber dem Stützbaume war.

Ich bestimmte zunächst den Lichtgenuß von *Acer dasycarpum.* Um möglichst verläßliche Werte zu erlangen, wählte ich Bäume, welche frei von Lianen waren. Da ich *Acer dasycarpum* auch völlig frei exponiert antraf, so ergibt sich und zwar ohne jedwede Lichtmessung, daß das Maximum des relativen Lichtgenusses des Baumes $= 1$ ist. Die Ermittlung des Minimums konnte aus schon angeführten Gründen unter den gegebenen Verhältnissen nur annäherungsweise bestimmt werden. Das Minimum kann, meinen Bestimmungen zufolge nicht unter $\frac{1}{45}$ gelegen sein; es ist aber nicht ausgeschlossen, daß es höher gelegen ist, etwa zwischen $\frac{1}{35}$ bis $\frac{1}{40}$. Das Maximum des Lichtgenusses von *Vitis cordifolia* fand ich gleichfalls $= 1$. Das Minimum reicht entschieden viel tiefer als bei *Acer dasycarpum* und liegt, so gut ich dasselbe zu schätzen vermochte, bei $\frac{1}{70}$ bis $\frac{1}{80}$, jedenfalls unter $\frac{1}{70}$.

Unter dem Einflusse der Lianen hatten die Stützbäume einen großen Teil ihres Laubes eingebüßt und nur innerhalb dünngebliebener Strecken des Weinlaubes hatte sich das Ahornlaub verhältnismäßig reichlicher erhalten.

Da sich der Ahorn früher belaubt als der Wein, so ist anzunehmen, daß die Sprosse des letzteren, indem sie in die Krone einzudringen versuchten, schon in sehr geschwächtem Lichte ihr Geschäft verrichten mußten. Doch suchte die Liane Licht zu gewinnen, was sich in der Tatsache ausspricht, daß die Sprosse von *Vitis* mehr in der Nähe der Peripherie als im

Innern der Krone des Ahorns sich entwickelten. Zum größten Teile breitet *Vitis*, wie schon bemerkt, über der Krone des Ahorns ihr Laub aus. Würde *Vitis* das Laub früher entfalten als *Acer*, so müßte letzterer in seiner Laubentwicklung zurückgeblieben sein oder hätte sich überbaupt nicht belauben können. Unter den tatsächlichen Verhältnissen kam es aber doch zu einer, später durch die Entwicklung der Liane stark reduzierten Belaubung.

Der Kampf des Stützbaumes mit der Liane um das Licht prägt sich in dem Zusammenleben der beiden genannten Holzgewächse klar aus. Da, wie wir gesehen haben, *Vitis cordifolia* ein niedrigeres Lichtgenußminimum besitzt als *Acer dasycarpum*, so ist erstere dem Ahorn bei dem Kampf ums Licht überlegen. Indes scheint der Ahorn doch Mittel zu besitzen, um der Unterdrückung durch den Weinstock entgegen zu wirken. Ich sah, daß durch die dicke Laubdecke, mit welcher *Vitis* den Ahorn überzog, Triebe des letzteren empordrangen, welche ganz normal belaubt waren. Es waren dies offenbar Triebe, die sich aus Zweigen entwickelten, welche infolge der Lichtschwächung, durch die Liane ihre Blätter verloren hatten. Die Belaubung dieser Zweige mußte später erfolgt sein als der normalen Belaubungszeit des Ahorns entspricht.

Die eben angeführten, wie ich gerne gestehe, sehr mangelhaften Beobachtungen sind in Bezug auf den Lichtgenuß der Lianen doch nicht ohne Wert. Nach den oben mitgeteilten Thesen über die Beziehung der Lianen und der Stützbäume zum Lichte möchte man erwarten, daß das Maximum des Lichtgenusses der ersteren stets größer sein müßte als das der letzteren. In dem von mir vorgeführten Falle trifft dies aber nicht zu. Wir haben vielmehr gesehen, daß in unserem speziellen Falle die Maxima des (relativen) Lichtgenusses für Liane und Stützbaum gleich hoch gelegen sind, hingegen zeigt sich in Bezug auf die Minima ein großer Unterschied: das Lichtgenußminimum liegt bei der Liane bedeutend niederer als bei dem Stützbaume und dies ist der Grund, weshalb die Liane befähigt ist, den Stützbaum durch Lichtentzug zu entlauben oder doch seine

Laubmasse zu verringern. Die Liane ist also im Kampfe ums Licht dem Stützbaume überlegen.

Um es verständlich zu machen, daß bei gleichem Lichtgenußmaximum ein niedrigeres Lichtgenußminimum der Liane zum Vorteil gegenüber einem Stützbaume gereicht, der ein höheres Lichtgenußminimum besitzt, stelle ich folgende Betrachtung an. Ein Laubbaum, welcher im vollem Lichte gedeiht, trägt in der Peripherie seiner Krone Blätter, deren Lichtgenuß $= 1$ ist. In tieferen Zonen der Laubmasse sinkt der Lichtgenuß immer mehr, beispielsweise auf $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$ etc., bis das Minimum erreicht ist, welches ich beispielsweise $= \frac{1}{10}$ annehme. Es ist nun vor allem leicht einzusehen, daß ein solcher Laubbaum von einer Liane durchsetzt werden kann, deren Lichtgenuß kleiner als $\frac{1}{10}$ ist. Indem sich nun das Laub der Liane innerhalb der Krone des Stützbaumes entwickelt, entzieht sie dem Laube des letzteren so viel Licht, daß es zu einer teilweisen Entlaubung des Stützbaumes kommen muß, falls derselbe schon das Minimum seines Lichtgenusses erreicht hat. Noch stärker wird die Entlaubung des Stützbaumes aber ausfallen, wenn die Liane sich infolge ihres niedrigen Minimums des Lichtgenusses durch die ganze Krone des Stützbaumes hindurch geearbeitet hat und nunmehr ihr Lichtgenußmaximum ausnützend, über der Krone des Stützbaumes sich entwickelt und ausbreitet. Warum die Liane dem Stützbaume gegenüber aber selbst dann noch im Vorteil ist, wenn ihr Laub gleich jenem des letzteren im vollen Lichte sich befindet, ist bisher noch nicht festgestellt; es ist aber anzunehmen, daß das Optimum des Lichtgenusses der Liane mit dem Maximum zusammenfällt oder diesem sehr nahe kommt, während dieses Optimum beim Stützbaume tiefer gelegen sein dürfte. Die Optima des Lichtgenusses sind aber überhaupt bis jetzt noch nicht experimentell ermittelt worden.

Schon nach den bis jetzt bekannt gewordenen Eigentümlichkeiten der Lianen kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Lichtverhältnisse derselben im Vergleiche zu denen der Stützbäume höchst verschieden sind. Vorherrschen

dürfte aber der eben angeführte Fall, vielleicht mit der Abänderung, das auch das Optimum des Lichtgenusses der Liane höher liegt als das des Stützbaumes.

Daß der Lichtgenuß der Lianen je nach der durch die Anpassung beherrschten Ausbildung der oberirdischen Organe ein höchst verschiedener ist, läßt sich schon aus manchen in der Literatur vermerkten Daten ableiten. Wir lesen beispielsweise bei Schenck: »Verhältnismäßig wenige Vertreter (der Lianen des brasilianischen Waldes) bleiben krautartig, so die im Waldschatten sich aufhaltende Dioscoreen und Cucurbitaceen.« [1] Es geht aus dieser Angabe zweifellos hervor, daß die Maxima des Lichtgenusses dieser Pflanzen sehr niedrig gelegen sein müssen und es ist wahrscheinlich, daß die Unterschiede zwischen Maximum und Minimum überhaupt nicht groß sind.

Andrerseits können die Unterschiede im Lichtgenusse auch sehr beträchtlich sein, wofür ja schon *Vitis cordifolia* ein gutes Beispiel bildet. Ein anderes uns näher liegendes Beispiel bietet der Epheu dar, dessen Lichtgenußmaximum zweifellos = 1 ist und dessen Minimum gewiß sehr tief gelegen ist: man erinnere sich nur daran, in welch tiefem Waldesschatten der Epheu noch gedeiht. Dieses Minimum ist aber bisher noch nicht ermittelt worden.

Ein anderes gutes Beispiel für einen weiteren Spielraum der Lichtgenußwerte (Maximum, Minimum) bieten vielleicht die zweigklimmenden Sträucher von *Securidacca* (Polygonacee), welche nach Schenck [2] in den Kronen der Stützbäume ihr Laub ausbreiten und zwischen niederem Gesträuch ein förmliches Dickicht bilden. Zwischen niederem Strauchwerk kommt ihnen aber gewiß ein hoher Lichtgenuß zu und wenn diese *Securidacca*-Sträucher ein Dickicht zu bilden vermögen, so ist dies ein Anzeichen, daß ihr Laub sich auch auf einen sehr niederen Lichtgenuß einrichten kann.

Die tiefsten Maxima des Lichtgenusses sind bei jenen zahlreichen Lianen zu erwarten, welche durch langgestreckte

---

[1] l. c. Bd. I., p. 9.
[2] l. c. I., p. 203.

Internodien ihrer blattlosen oder bloß mit reduzierten Blättern versehenen Sprosse ausgezeichnet sind, deren Lichtgenußminimum möglicherweise = 0 ist, die nämlich im tieferen Waldesdunkel zur normalen Entwicklung kommen können. Daß diese langgestreckten blattlosen oder nur mit reduzierten Blättern versehenen Internodien vieler Lianen nicht als bloße Folge eines Etiolements zu betrachten sind, sondern ererbte Eigentümlichkeit repräsentieren, ist schon von Schenck ausgesprochen worden, doch fehlt es auch hier noch an eingehenden Beobachtungen, vor allem an experimentellen Prüfungen.

Schon die paar oben angeführten gelegentlich gemachten Beobachtungen und die daran geknüpften Bemerkungen genügen, um anzudeuten, wie lohnend es wäre, den Lichtgenuß der Lianen namentlich im Vergleiche zu jenen der Stützbäume eingehend zu studieren. Es könnte durch derartige Studien das Verhältnis der Lianen zu ihren Schutzbäumen in mancherlei Beziehung geklärt werden.

III. Über den in großen Seehöhen sich einstellenden Hitzelaubfall.

Ich unterwarf im vorigen, bekanntlich durch eine außerordentliche Hitzeperiode ausgezeichneten Sommer (1904) die in derselben stattgefundene Entlaubung einem eingehenden Studium. An anderer Stelle[1] habe ich über diese auffällige Erscheinung, welche ich als »Hitzelaubfall« bezeichnete, meine Erfahrungen und Anschauungen bekannt gegeben[1].

Ich zeigte, daß Roßkastanien, Linden und Ulmen dem Hitzelaubfall unter unseren Holzgewächsen am stärksten unterworfen sind, Weiß- und Rotbuchen u. a. weniger, Lorbeer in kaum erkennbarem Grade. Am Liguster habe ich (in Baden bei Wien) selbst an den sonnigsten Stellen keinen Hitzelaubfall wahrgenommen.

Der Hitzelaubfall ergreift die verschiedenartigsten Holzgewächse (sowohl Laub- als Nadelbäume[2]) aber in verschiedenem Grade. Es scheinen auch manche Baum- und

---

[1] Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft, Bd. XXII (1904), p. 501 ff.

[2] l. c. p. 503 und 505.

Strauchgruppen zu existieren, welche dieser Form der Entlaubung nicht unterliegen.

Der Hitzelaubfall tritt nur bei großer Bodentrockenheit und starker (paralleler) Bestrahlung durch die Sonne auf und ist nicht zu verwechseln mit dem »Sommerlaubfall«[1], welcher innerhalb des Sommers fällt, in jedem Sommer auftritt, die Folge der mit Sommerbeginn sich einstellenden abnehmenden Lichtintensität ist und nicht durch direktes paralleles Sonnenlicht, sondern durch ein Mindermaß von diffusem Tageslichte reguliert wird.

Der Hitzelaubfall kommt bei starker Erhitzung des chlorophyllhaltigen Gewebes der Blätter dadurch zu stande, daß infolge übermäßiger Transpiration, bei ungenügender Zufuhr des Wassers das Blattgewebe zerstört wird (»verbrennt«, wie es im Volksmunde heißt). Die Ablösung der Blätter ist eine Folge ihres Absterbens; insoferne verhalten sich die beim Hitzelaubfall sich loslösenden Blätter nicht anders als Blätter, die auf eine andere Weise getötet, stark verwundet worden oder abgestorben sind.

In der Regel erfolgt das Verbrennen der Blätter nicht, wie man vermuten sollte, in der Peripherie der Blattkrone, sondern tiefer im Innern, aber doch immer nur dort, wo das Laub noch direkt bestrahlt ist, also an Stellen, welche, auf die Flächeneinheit bezogen, nicht minder stark als die Peripherie der Baumkrone bestrahlt sind, aber begreiflicherweise einer geringeren Ausstrahlung unterliegen.

Ich habe mir, nachdem ich in Wien und seiner weiten Umgebung diese Beobachtung machte, vorgenommen, den Hitzelaubfall, so weit es Zeit und Umstände zulassen würden, auch in Nordamerika zu verfolgen und hoffte, da man damals bei uns mehrfach glaubte, daß die Hitzeperiode in allgemeiner Verbreitung die Vegetationsgebiete beherrsche (man brachte die vorjährige Hitzeperiode mit der eilfjährigen Sonnenfleckenperiode in Zusammenhang) und wegen der bekannten klimatischen Verhältnisse der von mir durchreisten Länder, dort einen besonders stark ausgeprägten Hitzelaubfall konstatieren zu

[1] Wiesner, l. c. p. 64, ff.

können. So weit ich auf meiner Reise in geringer Seehöhe mich bewegte (New York, Chicago, St. Paul, Min.), war aber merkwürdigerweise von Hitzelaubfall weniger zu bemerken als in Wien. Nordamerika hatte eben im vorigen Jahre einen relativ kühlen Sommer.[1] Doch habe ich in der Umgebung der drei genannten Städte, beziehungsweise in deren Parkanlagen an Ulmen ziemlich stark ausgeprägten Hitzelaubfall beobachtet. Weniger ausgeprägt aber doch erkennbar und vom Sommerlaubfall unterschieden, auch an Linden, Ahornen und Hainbuchen. Ich bemerke aus bestimmten Gründen ausdrücklich, daß ich an den genannten Lokalitäten an Pappeln (*Populus carolinensis, P. alba* etc.) keine Spur von Hitzelaubfall wahrgenommen habe.

Es hat mich anfänglich überrascht, überall auf größeren Seehöhen in Nordamerika dem Hitzelaubfall zu begegnen und zwar auch an Holzgewächsen, welche in der Tiefe diese Erscheinung nicht gezeigt hatten. Es fiel mir zuerst in Billings auf, daß die dort von mir beobachteten Pappeln, wenn auch im geringen Grade, aber doch wahrnehmbar die Erscheinung des Hitzelaubfalles darboten. Es waren dies *Populus carolinensis, P. tremuloides* und *P. alba* (kleinblätterige Form). Die erstgenannte Art hatte ich, wie schon bemerkt, in der Umgebung der drei früher genannten Städte in Bezug auf Hitzlaubfall ins Auge gefaßt, ohne daß ich auch nur eine deutliche Spur dieser Erscheinung wahrnehmen konnte. Aber auch in dem viel höher gelegenen Bismarck, wo ich außer *P. carolinensis* auch *P. alba* und *P. tremuloides* sah, bemerkte ich an diesen Bäumen nichts von Hitzelaubfall. Viel deutlicher als in Billings trat die Erscheinung schon in Livingstone und in ziemlich starker Ausprägung in der Umgebung von Mammoth Hot Springs auf.

Es war unverkennbar, daß mit der Seehöhe der Hitzelaubfall zunahm. Es erklärt sich dieses Verhalten nicht nur aus der mit der Höhe wachsenden Lichtintensität, sondern aus der mit der Höhe zunehmenden Intensität der direkten Strahlung im Vergleiche zur Stärke des diffusen Lichtes. Um so mehr muß dieser Erklärung zugestimmt werden, als, wie schon

---

[1] Siehe oben p. 85.

oben dargelegt wurde, der Hitzelaubfall eine Folge direkter paralleler Strahlung ist.

Von Laubhölzern habe ich auf hochgelegenem Standorte Hitzelaubfall noch an *Betula occidentalis* und an nicht näher bestimmten Weidenarten festgestellt.

Es wurde schon oben darauf hingewiesen, daß an einzelnen Exemplaren von *Betula occidentalis*, welche ich in der Umgebung von Mammoth Hot Springs beobachtete, der Lichtgenuß auffallend tief unter dem normalen Werte stand. Bei genauerer Untersuchung ergab sich, daß diese Exemplare der Sonne sehr stark exponiert waren und durch Hitzelaubfall einen Teil ihres Laubes eingebüßt hatten.

Was die Weiden (*Salix* sp.) anlangt, welche die Erscheinung des Hitzelaubfalles darboten, so habe ich dieselben an Bachufern zwischen Tumb bay und Old Faithful in einer Seehöhe von 8300 a. F. beobachtet. Die Erscheinung war sehr augenfällig. Bei diesen Weiden (die Specis war nicht zu bestimmen) war auch das periphere Laub »verbrannt«; da dasselbe trotz der starken Ausstrahlung »verbrannte«, so ist anzunehmen, daß es der Sonnenstrahlung gegenüber besonders empfindlich ist.

Es ist schon oben bemerkt worden, daß ich in Europa Hitzelaubfall auch an Koniferen gesehen habe. In höchst auffälliger Weise trat mir diese Erscheinung an *Pinus Murrayana*, die ich überhaupt nur auf großen Seehöhen gesehen habe, entgegen und ich kann wohl sagen, daß ich an Tausenden von Exemplaren dieser Baumart Hitzelaubfall in scharf ausgeprägter Form gesehen habe. Die »verbrannten« Nadeln dieses Baumes haben eine auffällige gelbbraune Farbe. Die Nadelbüscheln, welche »verbrannten«, lagen fast nie in der Peripherie der Baumkrone, sondern zumeist tiefer im Innern derselben, aber doch immer so, daß sie der direkten Sonnenwirkung ausgesetzt waren.

An anderen *Pinus*-Arten des Yellowstonegebietes tritt die Erscheinung des Hitzelaubfalls in viel schwächerem Grade auf. Ich habe namentlich auf *P. flexilis* geachtet, insbesondere in der Umgebung von Mammuth Hot Springs, ohne einen einzigen Baum gesehen zu haben, an welchem stark ausgesprochener

Hitzelaubfall zu konstatieren gewesen wäre. Die tannen- und fichtenartigen Nadelbäume, welche der Yellowstonpark beherbergt, scheinen dem Hitzelaubfall nicht oder nur wenig unterworfen zu sein. Ich habe leider bei der großen Zahl anderweitiger Beobachtungen nicht Zeit gehabt, diese Arten näher zu prüfen; aber ein auffälliger Hitzelaubfall dieser Bäume wäre mir oder meinen Begleitern, glaube ich, kaum entgangen.

IV. Die biologische Bedeutung der Zypressenform von Holzgewächsen.

Ich habe schon einmal Gelegenheit gehabt, diesen Gegenstand zu behandeln, nämlich in meinen »Untersuchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen im arktischen Gebiete«.[1] Ich habe nämlich im hohen Norden die mich sehr fesselnde Beobachtung gemacht, daß daselbst nicht wenige Holzgewächse, welche in mittleren Breiten abgerundete Kronen ausbilden, in hohen Breiten eine pyramidenförmige Gestalt annehmen und Bäume, welche bei uns schon pyramidenförmig sind, im hohen Norden einen zypressenartigen Wuchs annehmen.

Ich habe schon damals meine Gedanken darüber ausgesprochen, wie es kommen könne, daß die Zypresse und andere ins subtropische Gebiet reichende Gewächse dieselbe Form der Krone ausbilden, wie Bäume des hohen Nordens.

Ich werde meine damals geführte Diskussion hier nicht wiederholen; ich verweise auf dieselbe und gebe hier nur das damals gewonnene Resultat wieder. Ich sagte: »Die Vorteile, welche der Pyramidenbaum durch seine Gestalt und durch die Art seiner Laubausbildung rücksichtlich der Beleuchtung erfährt, liegen somit klar vor: das Sonnenlicht der niedrig stehenden Sonne kommt ihnen zugute und die durch hohen Sonnenstand bedingte (intensive) Strahlung wird ihm nicht gefährlich; mit dem Höhenwuchs emanzipiert er sich von dem immer mehr und mehr geschwächt in seine Krone dringenden Zenithlicht und macht sich fortwährend das ihm trotz Höhenwuchs in

[1] Photometr. Untersuchungen auf pflanzenphysiol. Gebiete. III. Diese Berichte, Bd. CIX (1900), p. 428 bis 431.

annähernd gleichem Maße förderliche Vorderlicht zu nutze. Der Pyramidenbaum erscheint somit den Beleuchtungsverhältnissen des nördlichen und südlichen Klimas angepaßt«.

Ich habe oben mehrfach darauf hingewiesen, daß auf großer Seehöhe vorkommende Bäume ihre in der Tiefe runden Kronen verlängern oder beim Aufstieg eine Form annehmen, welche an Schlankheit sich der Zypresse nähert, ja sogar manchmal übertrifft. Ich verweise auf die an *Pinus flexilis*, *P. Murrayana* und *Picea pungens* oben mitgeteilten diesbezüglichen Beobachtungen.

Was ich damals in Bezug auf die biologische Bedeutung der Pyramiden(Zypressen)form der Bäume vorbrachte, läßt sich auch auf meine Beobachtungen über die auf großer Seehöhe sich häufig ausbildende Kronenform der Bäume anwenden, ja diese Beobachtungen liefern, von einer neuen Seite betrachtet, einen Beweis der Richtigkeit meiner schon früher ausgesprochenen Anschauung.

Indem nämlich der Baum sich zypressenartig ausbildet, wird das von hohem Sonnenstande auf ihn niederstrahlende Licht in seiner Wirkung abgeschwächt, während ihm das von tiefem Sonnenstande kommende direkte Licht nur zum Vorteil gereichen wird. Da aber, wie schon in der Einleitung genügend hervorgehoben wurde, mit der Zunahme der Seehöhe die Lichtstärke überhaupt zunimmt und, was besonders ins Gewicht fällt, die Intensität der direkten Strahlung im Vergleiche zur diffusen mit der Seehöhe zunimmt, so begreift man, daß die hochstehende Sonne auf großer Seehöhe Licht von einer Intensität niederstrahlt, welches der Pflanze gefährlich werden kann. Dies zeigt sich ja bei dem an *Pinus Murrayana* namentlich auf großen Seehöhen sich einstellenden starken Hitzelaubfall. Da nun der Baum in die Höhe strebt und hiebei der Querschnitt seiner Krone nur in geringem Grade wächst, so ist einzusehen, daß die Strahlen der hochstehenden Sonne die Krone nur unter kleinen Winkeln treffen und in sehr abgeschwächtem Zustande in die Blattkrone eindringen. Genau das Gegenteil würde eintreten, wenn die Baumkrone sich übermäßig stark in die Breite entwickeln würde. Da würden die auf großer Seehöhe bei hohem Sonnenstande auf die Bäume fallenden

außerordentlich intensiven Strahlen in ungeschwächtem Zustande die Hauptmasse der Blätter treffen. Anpassungen an so hohe Lichtstärken kommen in südlichen Breiten vor, sind an baumartigen Wachholderarten auf beträchtlichen Höhen (siehe oben p. 123) erkennbar, aber auf größerer Seehöhe von mir nicht beobachtet worden.

V. Über die Änderung des Lichtgenusses mit der Zunahme der geographischen Breite und mit der Seehöhe.

In früheren Untersuchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen bin ich zu dem Resultate gelangt, daß der relative und der absolute Lichtgenuß sowohl mit der Zunahme der geographischen Breite als auch mit der Seehöhe zunehmen.[1]

Meine Studien über den Lichtgenuß der arktischen Pflanzen konnte ich bis an die nordischen Vegetationsgrenzen ausdehnen. Aber meine, die Höhenregion der Vegetation betreffenden Untersuchungen gingen über das mitteleuropäische Gebiet nicht hinaus, wo die Vegetation ja schon in geringer Seehöhe erlischt. Ich habe sehr wohl gefühlt, daß hier in meinen Untersuchungen über den Lichtgenuß eine große Lücke klaffe und dies war ja der Hauptgrund meiner Studienreise in das Yellowstonegebiet, wo ich eine bis 10.000 a. F. reichende sogar noch baumartige Vegetation der Prüfung unterziehen konnte.

Meine die Höhenregion der Vegetation betreffenden Untersuchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen waren, soweit sie sich auf Grund meiner früheren Beobachtungen aufbauten, insoferne unvollkommen, als sie nicht erkennen ließen, ob nicht auf größerer als der bis dahin von mir zu dem genannten Zwecke betretenen Höhe die Verhältnisse des Lichtgenusses eine Änderung erfahren.

In der Tat haben meine oben angeführten Beobachtungen gezeigt, daß nur bis zu einer bestimmten Höhengrenze die aus tieferen Regionen aufsteigende Pflanze in Betreff ihres Lichtgenusses sich so verhält wie eine aus mittlerer Breite gegen

[1] Photom. Untersuchungen im arktischen Gebiete. l. c. p. 66, ff.

die Pole fortschreitende Pflanze, nämlich daß sowohl ihr relativer als auch ihr absolutiver Lichtgenuß mit der Seehöhe zunimmt. Über diese Grenze hinaus wird zunächst der relative Lichtgenuß konstant, d. h. es wird nicht mehr ein mit der Höhe steigender Anteil des Gesamtlichtes sondern ein konstant gewordener Anteil des gesamten Tageslichtes als Lichtminimum verwendet. Eine einfache Überlegung lehrt aber, daß dieses konstant gewordene relative Lichtgenußminimum noch auf ein steigendes absolutes Lichtgenußminimum hinweist und mit demselben konstant einhergeht. Denn es steigt, wie ja meine lichtklimatischen Untersuchungen gelehrt haben, mit der Seehöhe die Lichtstärke, desgleichen die Intensität der direkten Strahlung im Vergleiche zur Stärke des zerstreuten Lichtes. Wenn also mit steigender Seehöhe — von einer bestimmten Seehöhe angefangen — auch der relative Lichtgenuß konstant wird, so folgt daraus, daß der absolute Lichtgenuß noch eine weitere Steigerung erfährt.

Aber je höher eine Pflanze aufsteigt, desto mehr nähert sich ihr absoluter Lichtgenuß einem konstanten Werte, der in Wirklichkeit auch erreicht wird, wenn der relative Lichtgenuß in einem gewissen Maße sinkt.[1]

Einige meiner oben mitgeteilten Beobachtungen lassen darauf schließen, daß dieser konstante Wert auch wirklich erreicht wird.

Ob nicht auf sehr großen Seehöhen selbst der absolute Lichtgenuß sich verringert, was ja mit Rücksicht auf die zunehmende Strahlungsintensität sich nicht als unwahrscheinlich darstellt, hatte ich selbst nicht Gelegenheit zu prüfen und wird wohl nur auf sehr großen Seehöhen in sehr niederen Breiten zu entscheiden sein. Doch möchte ich hier eine Beobachtung nicht unerwähnt lassen, welche Herr v. Portheim auf dem Picke's Peak (Colorado) in einer Seehöhe von zirka 4000 *m* machte. Er sah, daß bestimmte Gräser, welche sich aber leider nicht mehr bestimmen ließen und die in tieferen Lagen frei

[1] Es läßt sich durch Rechnung und durch graphische Darstellung leicht zeigen, daß auch mit einem Sinken des relativen Lichtgenusses noch ein Steigen des absoluten verbunden sein kann.

exponiert aufzutreten scheinen, in so großen Seehöhen sich nur an Stellen finden, an welchen sie nur auf einen sehr reduzierten Lichtgenuß angewiesen sind, nämlich an Felswänden oder in weit offenen Felsspalten auftreten, so zwar daß ihr maximaler Lichtgenuß tief unter 1 gelegen ist und diese Gräser bei faktisch völlig freier Exposition, auf welcher der Lichtgenuß = 1 sein würde, nicht vorkommen. Es ist freilich nicht ausgeschlossen, daß das Vorkommen dieser Gräser auf großen Höhen an lichtarmen Stellen auf Windschutz beruhe.

Was das Konstantwerden des relativen Lichtgenusses und Hand in Hand damit ein abgeschwächtes Ansteigen des absoluten Lichtgenusses bedingt, ließ sich leider nicht sicherstellen; allein ich halte nach allen von mir angestellten Beobachtungen dafür, daß hiebei das direkte Sonnenlicht im Spiele ist, welches die Pflanze durch Aufsuchung eines gedeckten Standortes abzuwehren sucht. Ich habe ja schon so viele Tatsachen bekanntgegeben, welche beweisen, daß die Pflanze in der Regel das direkte Licht abwehrt und daß nur verhätnismäßig selten das direkte Sonnenlicht geradezu förderlich in die Entwicklung der Pflanze eingreift, aber doch immer nur bei verhältnismäßig schwacher Strahlung, so z. B. in unseren Gegenden bei der Entwicklung der Laubkronen im Frühlinge.[1] Nun ist aber gerade auf großen Höhen die direkte Strahlung außerordentlich intensiv und wir haben ja gesehen, daß hoch hinauf steigende Koniferen durch die Zypressenform gerade das starke direkte Sonnenlicht abwehren und bei hoch aufsteigenden Bäumen infolge der Einwirkung des direkten Sonnenlichtes sich Hitzelaubfall einstellt, während dieselben Bäume einem solchen in der Tiefe nicht oder nur in geringem Grade unterworfen sind.

Inwieweit die direkte Sonnenstrahlung im Zusammenhange mit dem Lichtgenuß steht, konnte ich allerdings auf meiner Reise nicht konstatieren und es wird dies wohl nur auf dem Wege des Experimentes festgestellt werden können. Daß aber die in große Seehöhen aufsteigende Pflanze ganz entgegen der nach dem Pol fortschreitenden sich im Lichtgenusse einschränkt, das geht aus meinen obigen Beobachtungen hervor

[1] Photom. Untersuchungen XII auf pflanzenphysiol. Gebiete IV. (1904.)

und die Annahme der Zypressenform von Koniferen in großen Seehöhen spricht direkt dafür, daß die Gewächse das direkte Sonnenlicht von großer Intensität (nämlich bei hohem Sonnenstande) geradezu abwehren.

So zeigt sich also von einer neuen Seite der Unterschied im Verhalten der arktischen und der Höhenvegetation gegenüber den ihnen dargebotenen Lichtmengen: Die Pflanzen der ersteren suchen desto mehr von dem vorhandenen Lichte sich anzueignen, je weiter sie gegen den Pol vordringen, die Pflanzen der letzteren tun dies nur bis zu einer bestimmten Grenze; von da an schränken sie zunächst die Steigerung des Lichtgenusses mit dem Fortschreiten in immer größere Seehöhen ein und sicherlich ist es die Baumvegetation, welche auf großer Seehöhe das starke Licht abwehrt.

Die arktische Grenze für das Fortkommen einer Pflanze ist dort gegeben, wo das Maximum des Lichtgenusses mit dem Minimum zusammenfällt, z. B. bei *Betula nana* auf Spitzbergen, wo die Pflanze nach meinen Beobachtungen nur bei dem konstanten Lichtgenuß = 1 existenzfähig ist.

Wo die analoge Grenze für die in den Hochregionen wärmerer Gebiete aufsteigende Pflanze sich einstellt, läßt sich wegen ungenügender Beobachtungen noch nicht sagen. Die Verhältnisse sind hier viel komplizierter als bei der arktischen Vegetation. Denn bei der letzteren hält sich die Vegetation nahe dem Meeresniveau, während mit abnehmender geographischer Breite die Vegetation immer mehr in die Höhe dringt und so einer steigenden Lichtintensität (namentlich des direkten Sonnenlichtes) ausgesetzt ist.

Da, wie wir gesehen haben, manche Pflanzen, welche in tieferen Regionen das Gesamtlicht ertragen, auf großen Höhen nicht mehr in freier Exposition vorkommen, vielmehr auf großer Höhe ihren Lichtgenuß einzuschränken scheinen, so wird der Gedanke nicht wohl abzuweisen sein, daß die in große Seehöhen aufsteigende Pflanze ihr Lichtgenußmaximum verringert und Maximum und Minimum mit der Höhe sich zu nähern streben. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß auf großer Höhe Maximum und Minimum ebenso zusammenfallen, wie

im hohen Norden. Aber sollte dies der Fall sein, so müßte der Punkt des Zusammenfallens nicht die Höhengrenze bezeichnen.

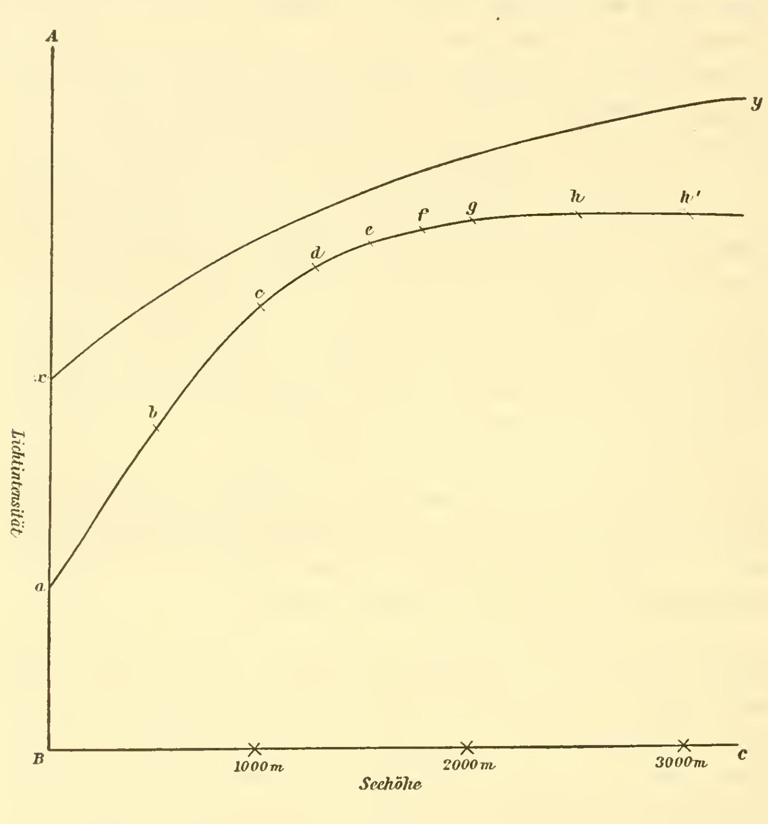


Fig. 1.

Schematische Darstellung der Änderung des Lichtgenusses mit der Seehöhe:

AB Lichtintensität. Die Intensität wurde photochemisch bestimmt. *BC* Seehöhe. *xy* Gang der Lichtintensität, zugleich Maximum des Lichtgenusses für ein Gewächs, dessen relatives Maximum = 1 ist. *a b*. . . . h^1 Minimum des Lichtgenusses desselben Gewächses. Relativer Lichtgenuß bei *c*, *d*, *e*, *f* und *g* konstant; darunter und darüber größer. Der absolute Lichtgenuß steigt von *a* nach *b* etc. bis *h* und ist zwischen *h* und *h'* konstant.

auf welcher die Pflanze aufhört, existenzfähig zu sein. Denn da mit weiterer Höhenzunahme die Lichtintensität steigt, so könnte die Pflanze mit ihrem nunmehr konstant gewordenen

Lichtgenuß noch in größere Seehöhen aufsteigen, soferne es die sonstigen Vegetationsverhältnisse, inbesonders die Temperatur der Medien zulassen.

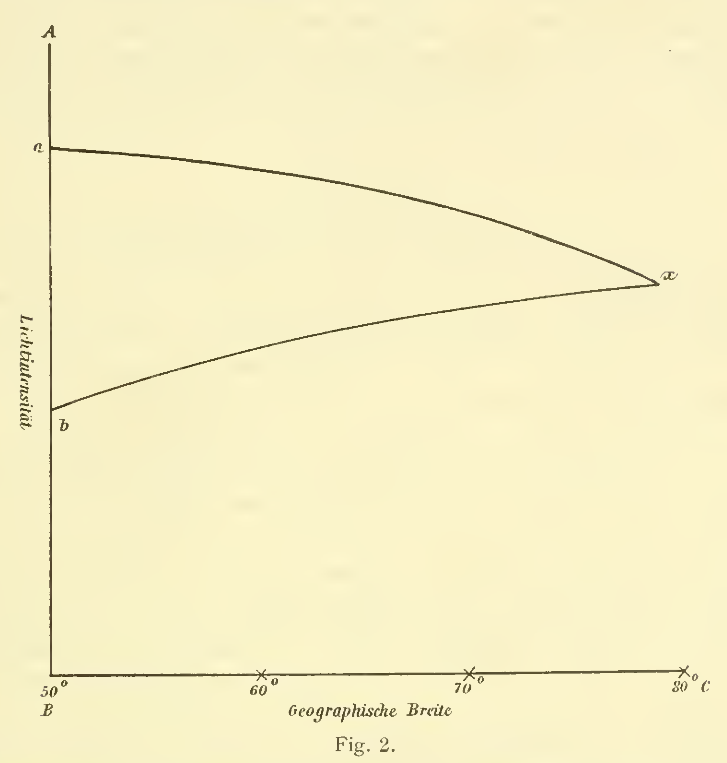


Fig. 2.

Schematische Darstellung der Änderung des Lichtgenusses mit der geographischen Breite.

AB Lichtintensität (chemisch). *BC* geographische Breite. *ax* Gang der Lichtintensität, zugleich Maximum des Lichtgenusses für ein Gewächs, dessen relatives Maximum = 1 ist. *bx* Minimum des Lichtgenusses desselben Gewächses, *x* der Punkt, an welchem das Maximum des Lichtgenusses mit dem Minimum des Lichtgenusses zusammenfällt. Bei *x* arktische Grenze des Vorkommens der betreffenden Pflanze.

Doch dies sind bloße Vermutungen, welche durch einige der mitgeteilten Beobachtungen rege gemacht wurden. Ob sich die Sache tatsächlich so verhält, wie ich vermute, könnte, wie gesagt, nur auf großer Höhe in sehr geringer Breite festgestellt werden.

Um die einerseits beim Vordringen einer Pflanze ins arktische Gebiet, andrerseits beim Aufsteigen in große Seehöhen sich ergebenden Verhältnisse des relativen und des absoluten Lichtgenusses möglichst zu veranschaulichen, bediene ich mich der beistehenden graphischen Darstellung. Die beigegebene Figurenerklärung wird die Verhältnisse, welche ich in möglichst faßlicher Übersicht auszudrücken versuche, verständlich machen.

Ich kann diese Abhandlung nicht abschließen, ohne es auszusprechen, daß einzelne Partien dieser Arbeit mich selbst nicht befriedigen, soferne dieselben zu skizzenhaft ausgefallen sind. Ich habe allerdings die Zeit meiner Anwesenheit im Yellowstonegebiete benützt, um mit dem ganzen Aufwande meiner Kraft zur Lösung der gestellten Frage so viel als möglich beizutragen; allein der Zeitraum meiner dortigen Anwesenheit war an sich ein kurzer, umschloß nur die zweite Hälfte des August und die erste Hälfte des September, aber zudem erfaßte mich kurz vor Abschluß der Arbeit, wohl infolge von Überanstrengung, ein schweres Unwohlsein, welches meine letzte Tätigkeit dortselbst beinträchtigte. Nichtsdestoweniger wurde die Hauptfrage, nämlich die Änderung des Lichtgenusses der Pflanzen mit der Seehöhe, wie ich wohl sagen darf, gefördert, indem nunmehr ein Einblick in diese Verhältnisse eröffnet wurde, der uns bisher verschlossen geblieben war und auch die alte Frage über die Unterschiede der Lichtverhältnisse, unter welchen die in vielfacher Beziehung sich nahestehende, ja zum Teile übereinstimmende Vegetation der arktischen und der Höhenpflanzen stehen, konnte um einen nicht unbedeutenden Schritt vorwärts gebracht werden.

Zusammenfassung der Hauptresultate.

Die lichtklimatischen Untersuchungen, welche im Yellowstonegebiete unternommen wurden, haben zu dem Resultate geführt, daß mit der Höhenzunahme nicht nur die Intensität des gesamten Tageslichtes, sondern auch die Intensität der direkten (parallelen) Sonnenstrahlung im Vergleiche zur Stärke des diffusen Lichtes steigt.

Die Untersuchungen haben weiter gelehrt, daß nur bis zu einer bestimmten Höhengrenze die aus tieferen Regionen aufsteigenden Pflanzen sich in Betreff ihres Lichtgenusses so verhalten wie die aus niederen Breiten in höhere vordringende Gewächse, daß nämlich sowohl ihr relativer als ihr absoluter Lichtgenuß steigt. Über diese Grenze hinaus wird zunächst beim weiteren Aufstieg der relative Lichtgenuß konstant, d. h. es wird nicht mehr ein mit der Höhe steigender sondern ein konstant gewordener Anteil des gesamten Tageslichtes als Lichtminimum in Anspruch genommen. Mit diesem Konstantwerden des relativen Minimums hört aber das absolute nicht auf, sich zu erheben, wenn auch nur im geringen Grade. Endlich nähert sich auch das absolute Minimum einem konstanten Werte und kann denselben auch erreichen.

Die Untersuchungen haben von einer neuen Seite den Unterschied im Verhalten der arktischen und der Höhenvegetation bezüglich des Lichtgenusses kennen gelehrt:

Die Pflanzen der arktischen Gebiete suchen desto mehr von dem Gesamtlicht zu gewinnen, je weiter sie gegen den Pol vordringen. Die in die Höhe steigende Pflanze verhält sich bis zu einer gewissen Grenze ebenso. Von da an weiter aufsteigend nützt sie in immer geringerer Menge das dargebotene Licht aus.

Es wird also in großen Seehöhen ein Teil des Gesamtlichtes abgewehrt, was u. a. in der zypressenförmigen Gestalt der dortigen Föhren (besonders der *Pinus Murrayana*, dem häufigsten Baume des Yellowstoneparkes) und anderen Koniferen zum Ausdruck kommt. Die Zypressenform bringt es mit sich, daß die von hohem Sonnenstande kommenden Strahlen nur sehr abgeschwächt im Baume zur Wirkung gelangen. So kommt die Zypressenform der Zypresse ebenso zu gute wie den auf großen Seehöhen stehenden Föhren: erstere wehrt die intensivsten Strahlen der Sonne des Südens, letztere die intensivsten Strahlen, welche auf hohen Standorten zur Geltung kommen, zum Vorteil des Baumes ab.

Die schädigende Wirkung der hohen Intensität des direkten Sonnenlichtes in großen Seehöhen spricht sich in der Tatsache

sache aus, daß daselbst Hitzelaubfall bei Gewächsen eintritt, welche in tieferen Lagen demselben nicht unterworfen sind.

Die arktische Grenze des Fortkommens einer Pflanze wird sich dort einstellen, wo Maximum und Minimum des Lichtgenusses zusammenfallen, so z. B. bei *Betula nana* auf Spitzbergen, wo nach des Verfassers Beobachtungen dieser Strauch nur bei einem konstanten Lichtgenuß = 1 existenzfähig ist.

Die durch das Licht bestimmte Höhengrenze für das Fortkommen der Pflanze konnte leider nicht festgestellt werden und wird sich überhaupt schwer feststellen lassen, da die Verhältnisse viel komplizierter sind als bei den arktischen Gewächsen. Denn die letzteren gehören einer Vegetation an, welche nahe dem Meeresniveau gelegen ist, während mit abnehmender geographischer Breite die Vegetation immer mehr in die Höhe dringt und so steigender Lichtintensität, inbesonders starker direkter (paralleler) Strahlung, ausgesetzt ist. Einige auf großen Höhen am Pike's Peak (über 4100 *m*) angestellte Beobachtungen legen nach der Ansicht des Verfassers den Gedanken nahe, ob nicht die in große Seehöhen aufsteigende Pflanze ihr Lichtgenußmaximum verringert und Maximum und Minimum sich zu nähern streben, möglicherweise auch vereinigen, was auf eine weitere Abwehr starken Lichtes schließen ließe. Die Entscheidung hierüber könnte nur auf großer Seehöhe in sehr niederen Breiten herbeigeführt werden.
